

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н.Северцова

На правах рукописи

СТЕРЛИГОВА

Ольга Павловна

**ДИНАМИКА РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ ВОДОЁМОВ
ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ**

Специальность: 03.00.10 — Ихтиология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Москва 2000

Работа выполнена в лаборатории экологии рыб и водных
беспозвоночных Института Биологии Карельского научного центра РАН

Официальные оппоненты:

Ю.Ю.Дгебуадзе - доктор биологических наук

Л.А.Кудерский - профессор, доктор биологических наук

Ю.Г.Симаков - профессор, доктор биологических наук

Ведущая организация:

Институт биологии внутренних вод им. И.Д.Папанина РАН

Защита состоится «28» марта 2000 г в 14 часов на заседании
диссертационного Совета Д 002.48.01 по защите диссертаций на
соискание ученой степени доктора биологических наук при Институте
проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН по адресу:

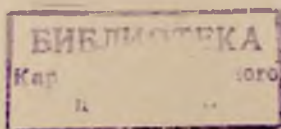
117071 Москва В-71 Ленинский проспект 33

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения
общей биологии РАН

Автореферат разослан « ____ » _____ 2000 г.

Ученый секретарь
диссертационного Совета,
кандидат биологических наук

Л.Т. Капралова



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. В последние десятилетия в пресноводных экосистемах наблюдаются значительные изменения, которые происходят как под влиянием естественных факторов (длительные или циклические изменения климата и т.п.), так и под влиянием хозяйственной деятельности человека. В результате отмечаются изменения всех элементов структуры водных сообществ, в том числе и в структуре рыбного населения, как одного из последних звеньев в трофической цепи водоемов.

Изменения в структуре рыбного населения прослеживаются давно. Сравнительный анализ данных археологов и палеоихтиологов о составе рыбной части сообщества в древности (Иностранцев, 1882; Никольский, 1935, 1945; Лебедев, 1960; Сычевская, 1976, 1980, Цепкин, 1980; Яковлев, 1961 и др.) и в настоящее время свидетельствует о том, что раньше в водоемах был иной состав ихтиофауны и естественные сукцессионные изменения в озерно-речных экосистемах происходили очень медленно на протяжении тысячелетий.

За последнее столетие мощное влияние деятельности человека привело к тому, что в большинстве водоемов изменения в структуре водного сообщества происходят в течение десятилетий и часто столь существенны, что приводят к разрушению всей экосистемы.

Необходимость анализа рыбной части сообщества, определяется многими причинами. Популяции рыб связаны между собой системой трофических отношений типа хищник-жертва, конкурентными и другими. Динамика численности всех популяций в водоеме сбалансирована в соответствии с условиями среды, однако в процессе сукцессий отдельные популяции могут снижать свою численность и даже выпадать из сообщества, а другие получают предпочтение.

Современный анализ возможных причин изменений в структуре рыбного населения различных водоемов Северо-Запада России проведен в ряде работ. Было исследовано влияние абиотических факторов в историческом аспекте на структуру рыбного населения (Жаков, 1974, 1984; Китаев, 1984, 1994; Кудерский, 1984, 1986, 1991 и др.), влияние процессов эвтрофирования на сиговых рыб северных водоемов и Севана (Решетников, 1979, 1980, 1994, Новоселов, 1991), на рыбное население озер Вологодской области (Болотова, 1984; Зуянова, 1994; Болотова и др., 1994, 1995, 1996, 1998), влияние химического загрязнения на рыб Кольского полуострова (Моисеенко, 1984, 1987; Кашулин и Лукин, 1992; Кашулин, 1999). Установлено, что наиболее существенные изменения в структуре сообществ озерных экосистем вызывают такие антропогенные факторы, как нерациональный промысел, акклиматизация новых видов, особенно хищных рыб, и эвтрофирование водоемов за счет усиленного поступления биогенов. Однако, на примере Карелии, Финляндии и других стран Скандинавии эти вопросы исследованы недостаточно полно.

В настоящее время в связи с резким усилением процессов эвтрофирования, токсикации и закисления водоемов, ведущих к снижению

биологического разнообразия и деградации биоты водоемов, необходима организация экологического и в том числе ихтиологического мониторинга. Отметим, что ихтиологический мониторинг давно существует в нашей стране в виде биостанций и наблюдательных пунктов системы отраслевых институтов рыбного хозяйства и Российской Академии Наук. Вся система наблюдений направлена на оценку запасов водных биоресурсов, определение допустимой нормы вылова и на разработку рекомендаций по увеличению биопroduкции.

Современный этап диктует новые подходы: ихтиологический мониторинг должен обеспечить сбор таких данных, на основе которых можно дать оценку современного состояния экосистемы и подойти к экологическому прогнозу (Алимов, 1989; Алимов и др., 1997; Соколов, Решетников, 1997). Поэтому стратегическая цель мониторинга - предсказание возможных изменений в экосистеме и переход к управлению экосистемами.

Для водных гидробионтов разработана теория биологической продуктивности водоемов (Боруцкий, 1960; Винберг, 1965; Алимов, 1989), для оценки численности и биомассы рыб широко используются математические методы, в частности метод виртуальных популяций (ВПА) и моделирование (Меншуткин, 1964, 1971; Криксунов, Меншуткин, 1981; Иванищев и др., 1987; Криксунов, 1991; Бобырев, 1992; Терещенко и др., 1994, 1996; Бобырев, Криксунов, 1996; Малкин, 1999; Gulland, 1965; Pore, 1972 и др.).

Объектами исследований послужили экосистемы озер Северной Лапландии, Средней и Южной Карелии и Финляндии. Выбор водоемов обусловлен необходимостью проведения сравнительного анализа озер Восточной Фенноскандии с севера на юг. В связи с тем, что на территории нашей страны большинство заполярных озер Северной Карелии и Мурманской области находится в зоне сильного промышленного загрязнения и промыслового лова рыбы, для анализа были выбраны озера Северной Финляндии — Мантоярви, Кевоярви, Саариярви, Пулманкиярви и Инари, которые достаточно удалены от всех промышленных объектов и крупных населенных пунктов. Из средней части были взяты наши заповедные озера на границе с Финляндией — Толвоярвская группа (5 водоемов), оз. Тулос и оз. Оулуярви (Финляндия), на которых существует только любительский лов и нет близко расположенных промышленных предприятий. Из южной части были выбраны два озера: Весиярви (Финляндия) и Сямозеро (Карелия) — подвергнутые сильному воздействию хозяйственной деятельности человека.

В качестве модельного озера, для проведения долгосрочного мониторинга выбрано Сямозеро, поскольку на этом водоеме в течение 65 лет ведется регулярное наблюдение за состоянием всей экосистемы, начиная от фито- и зоопланктона и кончая рыбами.

Кроме того, нами на небольшой озерно-речной системе (р.Лижма, бассейн Онежского озера) на основе краткосрочного (10 лет) мониторинга разрабатывались методы оценки воздействия форелевого комплекса на экосистему.

Обобщение данных по ихтиологическому мониторингу разнотипных водоемов одного крупного региона (Восточная Финноскандия) стало возможным благодаря тому, что на протяжении длительного времени сбор и обработка материала осуществлялись по единой методике самим автором.

Цель и задачи исследований — выявить основные закономерности динамики рыбного населения водоемов Восточной Финноскандии, находящихся в естественном состоянии и под влиянием факторов различной природы (промысел, эвтрофирование, интродукция).

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1). Изучить динамику рыбного населения в водоемах разного географического положения и трофического уровня.

2). Оценить состояние рыбного населения озер по совокупности популяционных показателей (рост, созревание, структура нерестового стада, периода нереста, показатели смертности и др.).

3). Исследовать влияние промысла, эвтрофирования и ауто-акклиматизации новых видов на структуру рыбного населения.

4). Проанализировать динамику биоты озерных экосистем с использованием современных математических методов.

5). Разработать методы оценки воздействия форелевого комплекса на сложную озерно-речную экосистему.

6). Дать экологический прогноз озерных экосистем Восточной Финноскандии.

Научная новизна. Впервые проведены исследования динамики рыбного населения на разнотипных озерах Восточной Финноскандии.

Обобщены оригинальные материалы за длительный период (с 1932 г., непосредственно автором с 1967 г.) по состоянию озерной экосистемы, испытывающей климатические и антропогенные воздействия (Сямозеро). Установлены связи между усилением притока биогенов в водоем и изменением основных гидрохимических показателей (уменьшение прозрачности воды, снижение содержания кислорода, увеличение концентрации углекислоты и др.). Обнаружено, что эвтрофирование озера привело к значительным изменениям в сторону увеличения продукции фито- и зоопланктона и преобладанию планктонного пути потока веществ и энергии над бентосным. Преимущество среди рыб стали иметь виды с коротким жизненным циклом, питающиеся планктоном.

Впервые продемонстрирован эффект ауто-акклиматизации корюшки в мезотрофный водоем Восточной Финноскандии и выявлены изменения в составе рыбного населения под влиянием вида - вселенца.

На основе использования современных методов проанализирована динамика численности популяций рыб модельного водоема. Выявлено влияние разнообразных типов промысловых нагрузок, определены оптимальные режимы промыслового использования запасов рыб и ответные реакции популяций на усиление промысла.

Впервые изучено рыбное население ряда озерных систем Северной Лапландии, где обнаружен высокий уровень разнообразия симпатрических внутривидовых форм сига. Получены новые данные о раннем созревании сигов из ненарушенных экосистем при невысоких линейно-весовых показателях, что является важной адаптацией северных популяций к суровым субарктическим условиям.

Проведен многолетний анализ последствий биогенного загрязнения сложной озерно-речной экосистемы при товарном выращивании радужной форели и предложена методика оценки экологической емкости экосистемы.

Практическая значимость работы. Результаты работ использовались для экологического прогнозирования возможных изменений в структуре рыбного населения водоемов при естественных изменениях и антропогенном воздействии. Результаты и выводы исследований в течение ряда лет применяются при составлении комплексных региональных программ (Госкомэкологии РК, Карелрыбвод, Карелрыбпром, СевНИИРХ), при оценке состояния рыбных запасов водоемов Финляндии (Институт охотничьего и рыбного хозяйства, г.Хельсинки) и при разработке методов экологического прогнозирования в ихтиологии.

Методика оценки степени воздействия форелевого хозяйства на озерно-речную экосистему применяется для экспертной оценки на других подобных хозяйствах Восточной Финноскандии.

Результаты исследований учитывались при подготовке предложений по организации ландшафтного заказника «Толвоярви», национального парка «Тулос» и при составлении ежегодных прогнозов возможного вылова рыбы на Сямозере (1972-1998 гг.).

Апробация работы. Основные положения диссертации докладывались и обсуждались на конференциях: «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» (Петрозаводск, 1968, 1972, 1977, 1979, 1981, 1983, 1987, 1991, 1995); «Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития (Мурманск, 1974); на II Всесоюз. Конференции молодых учёных по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных (Москва, 1975); на I и II Всесоюз. Совещаниях «Экология и систематика лососевидных рыб» (Ленинград, 1976, 1983); на III, IV и V съездах ВГБО (Рига, 1976; Киев, 1981; Тольятти, 1986); на научных конференциях по изучению и освоению водоемов Прибалтики и Белоруссии (Петрозаводск, 1970, 1991; Вильнюс, 1975; Минск, 1977; Рига, 1979; Псков, 1983; Клайпеда, 1987); на V Всесоюз. Совещании «Вид и его продуктивность в ареале» (Тбилиси, 1988); на II, III, IV Всесоюз. Совещаниях по сиговым рыбам (Петрозаводск, 1981; Тюмень, 1986; Вологда, 1994); на Первом конгрессе ихтиологов России (Астрахань, 1997); на Всерос. Совещании «Антропогенное воздействие на природу Севера и его экологические последствия (Апатиты, 1998); а также на Международных Симпозиумах (Joensuu, 1987; Lachti, 1988, 1992); на VIII конгрессе «Fishes and Their Environment» (Испания, Oviedo, 1994); на Международном Симпозиуме по

программе МАБ ЮНЕСКО в Польше (Zakopane, 1995); на 8 Международном Симпозиуме по Биологии сиговых рыб в США (Ann Arbor, 1999), а также на научных коллоквиумах ИПЭЭ им. Северцова РАН (Москва, 1980, 1989, 1999).

Публикации. По теме диссертации опубликованы 104 научные работы и 1 коллективная монография.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, списка литературы и приложения. Общий объем работы — 315 страниц, 75 таблиц и 43 рисунка.

Работа выполнена в лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии Карельского научного центра РАН при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (РФФИ) (грант № 97-04-49207 и № 99-04-48734), «Биоразнообразие ...» (01.9.400004190), Миннауки, образования и технологии РФ, Академии наук Финляндии, Госкомэкологии РК, Карелрыбпрома и Карелрыбвода.

Благодарности. Выражаю особую признательность моим первым учителям заслуженному деятелю науки Карелии к.б.н. О.И. Потаповой, к.б.н. В.Ф. Титовой, к.б.н. Ю.А. Смирнову и профессору С.Н. Дроздову.

Я искренне благодарю за многолетние научные консультации и поддержку д.б.н., профессора Ю.С. Решетникову и к.б.н. О.А. Попову — сотрудников ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва, профессора кафедры ихтиологии МГУ г. Москва — Е.А. Криксунова и к.б.н. В.Г. Терещенко — ИБВВ РАН, г. Борок.

Считаю своим долгом выразить глубокую благодарность всем сотрудникам лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии КарНЦ РАН, за практическую помощь, внимание и поддержку, особенно: д.б.н. С.П. Китаеву, Л.И. Завьяловой, Л.В. Едомской, Н.П. Первозванской, Е.М. Фокиной и Р.П. Малаховой (лаборатория паразитологии).

Я благодарю сотрудников Карелрыбвода, Карелрыбпрома, а также зарубежных коллег из Института охотничьего и рыбного хозяйства г. Хельсинки (Финляндия), особенно: доктора Р. Tuunainen, координаторов проекта доктора М. Kaukoranta и доктора Е. Niemelä, а также профессора J. Sarvala (Университет г. Турку) за предоставленную возможность проведения полевых работ.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материал и методы исследований

Основой работы послужили собственные сборы автора в экспедициях на озерах Севера Финляндии (Лапландия), Средней и Южной Карелии и Финляндии (рис. 1). Опытный лов рыбы во всех исследованных водоемах проводился стандартным набором жилковых сетей длиной 30 м, высотой 1.5 м,

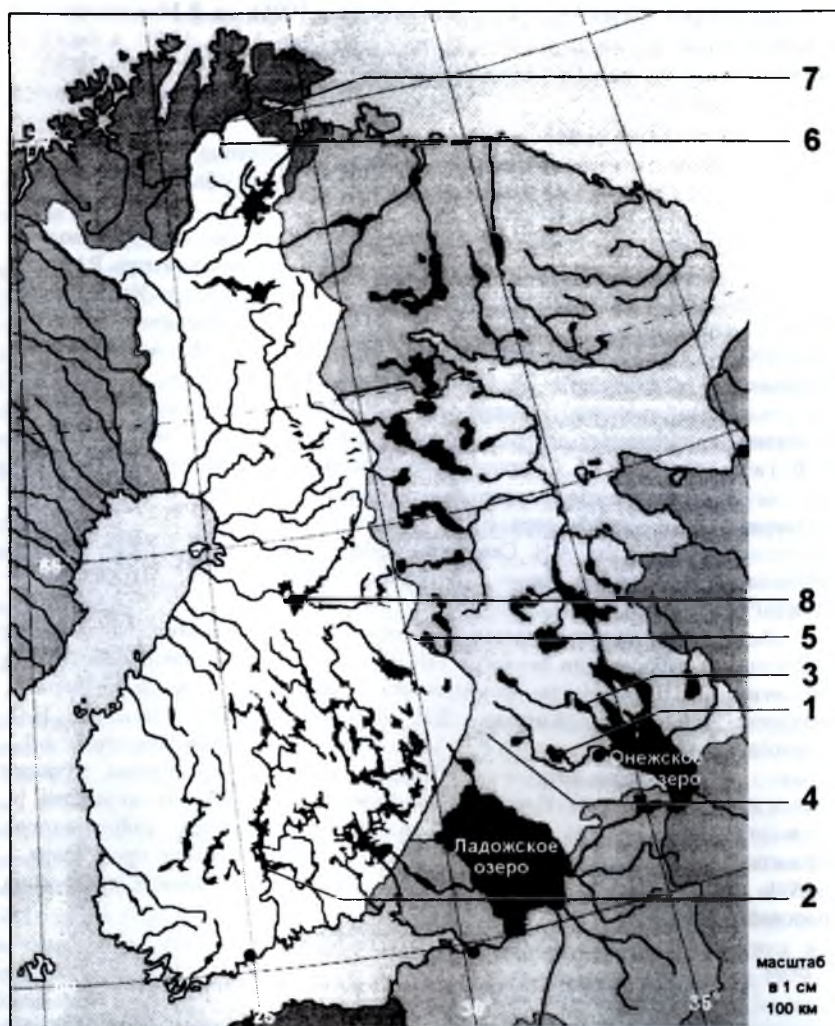


Рис. 1. Схема района исследований.

1 - Сямозеро, 2 – Весиярви. 3 – озёра системы реки Лижма,
 4- озёра группы Толвоярви. 5 – озеро Тулос,
 6 – озёра Мантоярви, Кевоярви, Саариярви,
 7- Пулманкиярви, 8 – Оулуярви.

ячеей 10 - 60 мм и кроме того использовали одну жилковую сеть высотой 6 м и длиной 50 м, с набором ячеей от 12 до 45 мм. На оз. Инари, Оулуярви и Весиярви рыбу на анализ брали из опытных траловых уловов.

В озерах Северной Финляндии за период бонитировочных исследований с 1991 по 1995 гг. лов рыбы осуществлялся ежедневно в течение одного месяца (август-сентябрь). На анализ брали все виды рыб, у которых анализировали следующие показатели: длина, вес, пол, стадию зрелости гонад, вес гонад, часть которых фиксировалась для определения плодовитости. Для изучения питания рыб фиксировали желудочно-кишечный тракт. У всех выловленных сигов просчитывалось число жаберных тычинок и часть рыб брали на морфометрический анализ. Всего проанализировано 1625 экз. рыб.

В водоемах Средней Карелии, расположенных в заповеднике и заказнике, исследования проводились в 1993, 1995-1997 гг. (июнь, август-сентябрь) с целью их инвентаризации. Рыбу ловили стандартным набором сетей с определением видового состава и полным биологическим анализом по аналогичной схеме для водоемов Северной Лапландии. Всего исследовано 2675 экз. рыб.

В Сямозере (Южная Карелия) нами проводился длительный ихтиологический мониторинг с 1967 по 1998 гг. Контрольный лов рыбы осуществляли однотипным набором сетей. Кроме того, на анализ использовали рыбу из промысловых орудий лова: в летний период — из сетей, ставников, неводов (тяглового и мутникового), а в зимний период — из сетей с ячейей 50-60 мм и тяглового невода. Рыбу на анализ из промысловых уловов в период открытой воды брали три раза в неделю, а в зимний период - два раза в месяц. За длительный период проанализировано более 80000 экз. рыб. Обобщены данные промысловой статистики и опубликованные данные по исследованию экосистемы Сямозера с 1932 г. по 1998 гг.

На озерно-речной системе р. Лижма (бассейн Онежского озера, Южная Карелия) с 1989 по 1998 гг. осуществлялся сбор данных для установления предельных объемов выращивания рыбы (по загрязняющим веществам от форелевых хозяйств). Пробы для анализа гидрохимических, гидробиологических показателей и рыбной части сообщества брали два раза в месяц в период открытой воды (май-октябрь), а в весенний и зимний периоды - один раз в квартал (4150 экз. рыб).

Лабораторная обработка ихтиологического материала проводилась по методикам И.Ф. Правдина (1966), Н.И. Чугуновой (1959), с учетом рекомендаций Ю.С. Решетникова (1980) и М.В. Миной (1981). Латинские названия рыб приводятся по книге «Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России» (1998). Принадлежность рыб к фаунистическим комплексам определяли по Г.Н. Никольскому (1980). Основу пресноводной ихтиофауны многих из исследуемых водоемов составляли сиговые рыбы, и при анализе структуры вида и систематического статуса отдельных форм сига автор придерживался точки зрения Ю.С. Решетникова (1980). При оценки степени различий разных форм сига и корюшки использовали показатель величины дивергенции и метод построения

дендрограмм (Андреев, Решетников, 1977). Сбор икры сиговых рыб с грунта и наблюдения за развитием их икры непосредственно в водоеме осуществляли приборами собственной конструкции (Шустов, Стерлигова, 1980; Павловский, Стерлигова, 1983). Личинки и стадии развития рыб определяли по руководствам Н.В. Европейцевой (1949), А.В. Гриба (1947), А.В. Коблицкой (1981), и В.Д. Богданова (1998). Изучение питания рыб велось по общепринятым методикам (Руководство..., 1961, Методическое пособие..., 1974). Для характеристики пищевых отношений применяли индекс пищевого сходства по Шорыгину (1952) и перекрывания ниш по Хорну (Нот, 1966). Показатель трофности рассчитан по А.Х. Мязметс (1979).

Состояние промысла на Сямозере и его воздействие на рыбную часть сообщества проанализированы на основании промысловой статистики по данным Петрозаводского рыбокомбината с 1932 по 1998 гг. и собственных опытных уловов. Для уточнения количественного соотношения рыб, в годы исследований, проводили разбивку группы «мелочь» по видам.

Для исследований разнообразия рыбной части сообщества Сямозера использовали индекс Шеннона и фазовый портрет (Shannon et. al., 1949; Волькенштейн, 1978; Терещенко и др., 1995, 1996).

При статистической обработке материала использованы соответствующие руководства (Урбах, 1964; Лакин, 1990) и пакет программ Statgraphes 5.0. Определение численности рыб Сямозера проводили по методике виртуального популяционного анализа (ВПА) (Gulland, 1965; Murphy, 1965; Pope, 1972; Pope, Shepherd, 1982 и др.). Для нахождения значений коэффициента промысловой смертности по данным о возрастной динамике уловов применялся расчётный алгоритм М.А. Снеткова (1986). Для получения предварительных оценок смертности использовалось классическое уравнение Ф.И. Баранова (1918), для определения естественной смертности — эмпирическая регрессия Д.Паули (Pauly, 1980). Вся работа по созданию математической модели Сямозера выполнена совместно с Е.А. Криксуновым и В.Н. Павловым (Криксунов, Павлов, Стерлигова, 1991; Павлов, Криксунов, Стерлигова, 1994; Павлов, Стерлигова, 1995). Более подробно отдельные методические вопросы изложены в соответствующих главах диссертации.

Глава 2. Особенности ихтиофауны исследованных водоёмов Северной Лапландии

Значительная уязвимость северных экосистем обуславливает важность выявления их зональных и региональных особенностей для разработки общетеоретических и экологических основ сохранения биоразнообразия. Водные экосистемы Севера представляют особый интерес при все более усиливающемся антропогенном воздействии на природу.

Характеристика озёр. Исследованные водоемы Лапландии — Пулманкярви (70°с.ш., 28°00' в.д.), Мантоярви, Саариярви, Кевоярви, (69°30' с.ш., 27°00' в.д.) и Инари (69°00' с.ш., 28°00' в.д.) — относятся к голарктической

области, циркулярной подобласти. ледовитоморской провинции, европейскому округу, бассейну Баренцева моря и лесотундровой зоне (Берг, 1949). Озера сохранились в девственном состоянии, так как их водосборная площадь слабо заселена и рядом нет крупных промышленных предприятий.

Водоемы сформировались вскоре после окончания оледенения, локализованы в тектонических трещинах со скалистыми крутыми берегами. Высота расположения над уровнем моря колеблется от 17 м (оз. Пулманкиярви) до 118 м (оз. Инари). Площадь озер Мантоярви, Кевоярви, Саариярви небольшая и составляет от 1,0 до 1,6 км². Озера морфологически схожи, имеют изрезанную береговую линию, сложную морфологию дна от резких впадин с большими глубинами (от 35 до 96 м), до песчаных или каменистых отмелей с незначительным количеством островов или их отсутствием (оз. Пулманкиярви). Все озера имеют сток и образуют озерно-речные системы. Так, озера Мантоярви, Кевоярви и Саариярви соединены между собой р. Утсийоки, впадающей в р. Тено, которая в свою очередь впадает в Баренцево море. Пулманкиярви через р. Полмакелвен соединяется с р. Тено и также имеет связь с морем (рис. 1).

Озеро Инари относится к группе больших водоемов и имеет площадь — 1153 км² (Иванов, 1948). Наибольшая глубина 96 м, средняя - 6,5 м, длина береговой линии 2776 км, высота над уровнем моря 118 м.

Воды озер субарктического региона обычно чистые, слабо гумифицированные, с высокой прозрачностью и активной реакцией воды близкой к нейтральной. По содержанию общего фосфора (0,007 мг/л) и азота (0,210 мг/л) водоемы можно отнести к олиготрофному или α -олиготрофному типу (Китаев, 1984).

Первичная продукция северных водоемов лимитируется коротким вегетационным периодом, малым количеством биогенных солей и низкими температурами. Средняя биомасса фитопланктона в исследуемых озерах составила 0,18 г/м³, биомасса зоопланктона варьировала от 0,1 до 0,35 г/м³, а биомасса бентоса — от 0,4 до 3,3 г/м². Примерно такие же показатели характерны и для озер бассейна соседней р. Пасвик (Яковлев, 1991; Кашулин и др., 1999).

Рыбное население озер Лапландии. Ихтиофауна водоемов северной части Фенноскандии бедна в видовом отношении и здесь, в пресных водах рек и озер, можно встретить не более 20 видов рыб (Рыбы Мурманской области, 1966; Решетников, 1980; Кашулин и др., 1999; Pethon, 1989; Koli, 1990). Разнообразие видов зависит от размеров водоема и его расположения. Так, в исследованных нами озерах отмечено всего 12 видов рыб, хотя в каждом из них число видов колебалось от 7 до 10 (табл. 1). В озере Инари выявлено 14 видов рыб, из них четыре являются акклиматизированными: лосось, голец-крестовик, ряпушка и многотычинковый сиг (Mutenja, 1985).

Таблица 1

Видовой состав рыб в некоторых водоёмах Лапландии

Семейство / вид	Водоём				
	Пулман- киярви	Мантоярви	Кевоярви	Саариярви	Инари
Сем. <i>Salmonidae</i> – лососевые					
<i>Salmo salar</i> L. - атлантический лосось	+	+	+	+	+
<i>Salmo trutta</i> L. - кумжа	+	+	+	+	+
<i>Salvelinus alpinus</i> (L.) - арктический голец	+	+	+	+	+
<i>Salvelinus namaycush</i> (W.) - голец-кристивомер	-	-	-	-	+
Сем. <i>Coregonidae</i> – сиговые					
<i>Coregonus lavaretus</i> (L.) (обыкновенный) сиг	+	+	+	+	+
<i>C. lavaretus</i> - многотычин. Сиг	-	-	-	-	+
<i>C. albula</i> (L.) - ряпушка	-	-	-	-	+
Сем. <i>Thymallidae</i> – хариусовые					
<i>Thymallus thymallus</i> (L.) - европейский (обыкн.) хариус	+	+	+	+	+
Сем. <i>Esocidae</i> – щуковые					
<i>Esox lucius</i> L. –обыкн. щука	+	-	-	-	+
Сем. <i>Cyprinidae</i> – карповые					
<i>Phoxinus phoxinus</i> (L.) - обыкновенный голянь	-	+	-	-	+
Сем. <i>Lotidae</i> – налимовые					
<i>Lota lota</i> (L.) – налим	+	-	-	-	+
Сем. <i>Gasterosteidae</i> – Колмошковые					
<i>Gasterosteus aculeatus</i> L. - колюшка трехиглая	-	-	-	-	+
<i>Pungitius pungitius</i> (L.) - колюшка девятииглая	-	+	+	+	+
Сем. <i>Percidae</i> – окуневые					
<i>Perca fluviatilis</i> L. - речной окунь	+	-	+	-	+
Сем. <i>Cottidae</i> – рогатковые					
<i>Cottus poecilopus</i> Н. пестроногий подкаменщик	-	+	+	+	+
Сем. <i>Pleuronectidae</i> – камбаловые					
<i>Platichthys flesus</i> (L.) - речная камбала	+	-	-	-	-
Всего	9	8	8	7	10+4*

* — акклиматизированные рыбы.

Единичными экземплярами в водоемах обнаружены щука, налим, окунь, гольян, пестроногий подкаменщик (около 1% по биомассе) Кумжа и европейский хариус составляют 10-38%. Основная доля опытных уловов по биомассе (61-89%) приходится на разные формы сига *Coregonus lavaretus* (L.). Обитающие в этих водоемах рыбы принадлежат к арктическому пресноводному фаунистическому комплексу (сиг, голец, налим), boreальному предгорному (лосось, кумжа, хариус, гольян, подкаменщик), boreальному равнинному (щука, окунь) и к морским комплексам — арктическому морскому (девятииглая коллошка) и boreальному атлантическому (речная камбала). По числу видов преобладает boreальный предгорный (5 видов), но по биомассе он составляет в уловах всего 10-30%. Основу опытных уловов и ихтиомассы в озерах составляли представители арктического комплекса: их всего 3 вида, но по биомассе они дают в трех водоемах до 60% и в одном (Пулманкиярви) — 90%, вследствие своего более северного расположения и обитания в нем еще одного представителя этого комплекса — налима (рис. 2).

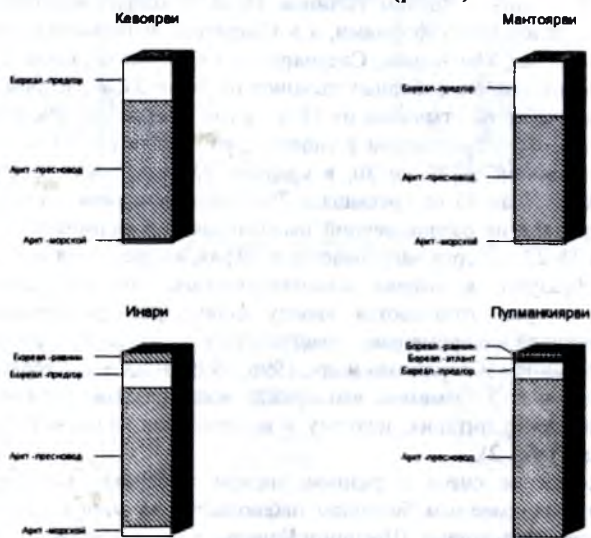


Рис. 2. Соотношение рыб разных фаунистических комплексов в опытных уловах озёр Лапландии

Таким образом, во всех исследованных водоемах основу биомассы составляют рыбы арктического пресноводного комплекса, причем в основном это разные формы сига *Coregonus lavaretus* (L.). Доминирование сиговых рыб характерно для всех водоемов Голарктики. Именно сиг является видом

индикатором при оценке состояния северных экосистем (Решетников, 1979, 1980, 1995; Моисеенко, 1984, 1997; Кашулин и др., 1999). Поэтому сигам было уделено основное внимание при анализе рыбного населения озер Лапландии. С давних пор при разделении видов и внутривидовых форм у сиговых используется число жаберных тычинок, так как они находятся под генетическим контролем. Схемы деления представителей рода *Coregonus* разными авторами подробно описаны Химбергом (Himberg, 1970). К началу 1940-х годов в рамках этого вида было описано более 100 внутривидовых форм (Берг, 1948; Правдин, 1954). Впоследствии число подвидов было сокращено до 16 (Шапошникова, 1976), а затем до 6 (Решетников, 1980). Этот вид разделяется на мало-, средне- и многотычинковых сигов, многочисленные комбинации между которыми и дали множество симпатрических или аллопатрических форм (Решетников, 1995).

Сиг в исследованных озерах Лапландии представлен тремя формами (рис. 3; табл. 2). Они прежде всего различаются числом жаберных тычинок, поэтому мы их условно разделили: I — сиги с 18-23 тычинками, II — сиги с 24-34 тычинками и III — сиги с числом тычинок 35-43. В озерах Мантоярви и Кевоярви сиг представлен тремя формами, а в Саариярви и Пулманкиярви — только двумя. В водоемах Мантоярви, Саариярви и Кевоярви в уловах (более 90%) составляли сиги с числом жаберных тычинок от 24 до 34, в среднем 28, а доля сигов с числом жаберных тычинок от 19 до 23 не превышала 4%, а 36 — 37 тычинок всего 2%. В Пулманкиярви в уловах преобладали (до 93%) сиги с числом жаберных тычинок от 20 до 30, в среднем 25, доля сигов с числом жаберных тычинок от 33 до 46 не превышала 7%. Незначительная часть сигов этих водоемов представлена озерно-речной пыжьяновидной формой с числом жаберных тычинок 18-22, которая нагуливается в озёрах, а нерестится в реках. Вероятно, они образуют в озерах самостоятельные, несмешивающиеся популяции сига, которые отличаются между собой размерно-весовой и возрастной структурой, временем наступления половой зрелости, плодовитостью и питанием (Стерлигова и др., 1996, 1999; Ильмаст, Стерлигова, 1998; Ильмаст, 1999, и др.). Отметим, что прежде всего разным формам сига соответствует свой спектр питания, поэтому в водоеме они занимают разные трофические уровни (табл. 2).

Это расхождение сигов с разным числом жаберных тычинок по характеру питания и занимаемым биотопам наблюдается во многих водоемах Северо-Запада России, Финляндии, Швеции и Канады, реже в водоемах Сибири (Правдин, 1954; Решетников, 1980, 1995; Черешнев, 1996; Järvi, 1928, 1943, 1950, 1955; Nilsson, 1958; Kliewer, 1970; Svårdson, 1952, 1970, 1979, 1998 и др.).

Основу наших опытных уловов составляли сиги с числом жаберных тычинок 24-34. Они имели смешанный характер питания (бентос и зоопланктон), достигали в разных озерах максимальной длины 25-28 см и массы 150-240 г и предельного возраста 10-13 лет.

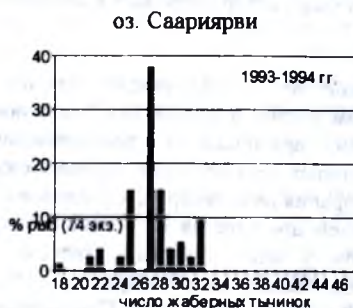


Рис. 3. Число жаберных тычинок сига в исследованных озерах

Таблица 2

Основные показатели трех форм сига в исследованных озерах Лапландии

Показатели	Форма I	Форма II	Форма III
Число тычинок	19 - 23	24 - 34	35 - 43
Максимальная длина, см	30 - 44	25 - 28	19-24
Максимальная масса, г	220-1310	150-240	70-90
Максимальный возраст, лет	11+ - 13+	7+ - 12+	6+ - 7+
Созревает, возраст	4+	3+	(2+) 3+
Пропуски нереста	есть, часто	есть, редко	?
Питание	бентосное	Планктон у молоди, у взрослых бентос	Зоопланктон

В водоёмах Финляндии нами впервые выявлено раннее созревание сегов при невысоких линейно-весовых показателях (11,7-12,3 см и 13,0-16,0 г) и низких значениях абсолютной и относительной плодовитости (АП — 245-275 икринок и ОП — 17-20). В отечественной и зарубежной литературе данных о

сигах Европы из ненарушенных экосистем с такой малой плодовитостью обнаружено не было.

Самое раннее созревание сегов в Европейской части России отмечено в оз. Куетсиярви Мурманской обл. в возрасте 1+ при длине тела 6-9 см и абсолютной плодовитости 600-800 икринок. (Кашулин, 1994). Автор связывает это с сильной техногенной нагрузкой на водоем.

Раннее созревание сига отмечено в Телецком озере (Алтай), где половозрелые среднетычинковые сего (30-39 жабрных тычинок) имели возраст 1+, среднюю длину 10,2 см и массу 8,45 г, среднюю абсолютную плодовитость 385 икринок и относительную 45,5 (Гундризер, 1962). Сего обитают в горном олиготрофном, заповедном водоеме, не подверженном влиянию деятельности человека, и раннее созревание сегов данного озера автор связывает с местными природными условиями.

Таким образом, рыбное население из ненарушенных экосистем Финской Лапландии представлено небольшим числом видов (8-10). Его основу по биомассе составляют представители арктического пресноводного фаунистического комплекса (60-90%), из которых ведущее место принадлежит сигу. Наши материалы подтверждают точку зрения ряда авторов, что сложность и устойчивость структуры северных экосистем достигается не только числом видов, но и числом внутривидовых форм у сига и гольца, которые в энергетическом плане равноценны самостоятельным видам (Правдин, 1954; Решетников, 1976, 1980, 1983, 1991, 1995; Савваитова, 1976, 1989; Савваитова и др., 1980, 1995, 1999; Черешнев, 1982, 1986, 1996; Первозванский, 1986; Китаев, 1993, 1998; Järvi, 1928; Nilsson, 1958; Klemetsen, Grotne 1975; Svårdson, 1979; Nyman et. al., 1981, 1984, 1991; Vuorinen, Piironen, 1984, и др.).

При бедной кормовой базе северных водоемов стратегия выживания рыб может идти по нескольким направлениям (образование проходных форм, которые уходят на откорм в море; преобладание эврифагии, переход летом на экзогенный вид пищи в виде падающих на воду насекомых и сносимого в реках сестона, распределение трофических ниш между разными популяциями и т.п.). Как одно из таких направлений можно рассматривать впервые установленное для естественных водоемов Европы явление раннего созревания обыкновенного сига в озерах Кевоярви и Саариярви в возрасте 2+ при длине 11-13 см и массе 13-16 г. Мы рассматриваем это как одну из важных адаптаций сеговых популяций к суровым субарктическим условиям обитания.

Глава 3. Особенности рыбного населения заповедных водоёмов Средней Карелии

В настоящее время сохранить исчезающие виды без охраны экосистемы в целом невозможно и большие надежды возлагаются на заповедные территории, находящиеся практически в естественном состоянии.

Характеристика озёр. Объектом наших наблюдений были выбраны озера Средней Карелии — Толвоярви, Ала-Толвоярви, Юля-Толвоярви, Сариярви, Юриккаярви (62° 16' с.ш., 31° 00' в.д.), расположенные на территории ландшафтного заказника «Толвоярви», оз. Тулос (63° 03' с.ш., 30° 08' в.д.) из национального парка «Тулос». Озеро Оулуярви расположено в средней части Финляндии (64° 00' с.ш. — 28° 00' в.д.) (рис. 1).

Озёра принадлежат к средиземноморской подобласти, балтийской провинции, невскому округу, бассейну Балтийского моря и зоне тайги (Берг, 1949). Они достаточно удалены от промышленных зон и слабо изучены. Водоёмы заказника образуют единую озерно-речную систему с высотой расположения 174 м над уровнем моря. По площади (от 2,08 — оз. Юриккаярви до 12,7 км² — оз. Ала-Толвоярви) все они относятся к малым водоёмам. Береговая линия слабо изрезана и не образует глубоких заливов. Котловина озёр неглубокая, мелководные участки чередуются с ямами. Характерны две тектонические впадины, идущие с северо-запада на юго-восток и с запада на восток. Большая часть дна покрыта илисто-песчаными грунтами — 60%, железистые илы типа рудоносного песка и оолитовой руды составляют более 30%.

По морфологии несколько отличаются оз. Тулос и Оулуярви. Озеро Тулос расположено на высоте 157 м над уровнем моря. Относится к средним по площади водоёмам — 109,2 км², максимальная глубина — 40 м, средняя — 13 м. Имеет изрезанную береговую линию с большим количеством островов — 141. Озеро Оулуярви, расположено на высоте 121 м над уровнем моря. Водоём большой по площади — 944 км², с максимальной глубиной 36 м, средней 7,6 м.

Воды исследуемых озёр имеют низкую минерализацию (10–11 мг/л) и слабоокислую реакцию среды (рН 6,2–6,6). Биомасса фитопланктона в озерах составляла 0,23 и 0,46 г/м³, биомасса зоопланктона — 0,6 и 1,68 г/м³ с преобладанием копепоид, биомасса бентоса — 0,40 и 2,35 г/м² с доминированием хирономид (Власова и др., 1998; Павловский, 1998; Чекрьжева, 1998; Ryabinkin et al., 1994).

Отмечается низкий уровень содержания нитратов, нитритов и фосфатов, что свидетельствует о невысокой продуктивности водоёмов. Озёра Толвоярвской группы относятся к α -мезотрофным, а оз. Тулос — к олиготрофному типу водоёмов (Китаев, 1984).

Рыбное население исследуемых водоёмов. В озёрах заказника «Толвоярви» обнаружено 11 видов рыб (7 семейств), в оз. Тулос — 14 (8 семейств). По сравнению с ранее известными данными к списку видов рыб в состав ихтиофауны озёр группы Толвоярви нами добавлены — елец и обыкновенный подкаменщик, а в оз. Тулос — налим, уклея, обыкновенный подкаменщик и елец (табл. 3). Наиболее многочисленными рыбами были: окунь, плотва, ряпушка, реже встречались щука, елец, ёрш и единично — уклея, подкаменщик. В состав ихтиофауны оз. Оулуярви входит корюшка, которая не отмечена в других водоёмах. Все выловленные рыбы относились к четырём фаунистическим комплексам (рис. 4). В отличие от водоёмов Лапландии, где доминируют рыбы арктического пресноводного комплекса, в этих озёрах по

биомассе предпочтение получают рыбы бореального равнинного комплекса (56-64%), и арктического пресноводного (32-38%).

Таблица 3

Видовой состав рыб некоторых водоемов ландшафтного заказника «Толвоярви» и национального парка «Тулос»

Семейства / вид	оз. Толвоярви	Юля-Толвоярви	Ала-Толвоярви	Сариярви	Юриккаярви	Тулос	Оулуярви
	1966* и 1993	1993- 1995				1915** и 1997	1990
Сем. <i>Salmonidae</i> – лососёвые							
<i>Salmo salar</i> (L.) - атлантический лосось	-	-	-	-	-	+	+
<i>Salmo trutta</i> L. - кумжа	-	-	-	-	-	-	+
Сем. <i>Coregonidae</i> – сиговые							
<i>Coregonus albula</i> (L.) - европейская ряпушка	+	+	+	+	+	+	+
<i>Coregonus lavaretus</i> (L.) - (обыкновенный) сиг	-	-	-	-	-	+	+
<i>Coregonus peled</i> (Gmelin) - пелядь	-	-	-	-	-	-	+
Сем. <i>Thymallidae</i> – хариусовые							
<i>Thymallus thymallus</i> - европейский (обыкн.) хариус	-	-	-	-	-	+	-
Сем. <i>Osmeridae</i> – корюшковые							
<i>Osmerus eperlanus</i> L. - европейская корюшка	-	-	-	-	-	-	+
Сем. <i>Esocidae</i> – щуковые							
<i>Esox lucius</i> L. - обыкновенная щука	+	+	+	+	+	+	+
Сем. <i>Cyprinidae</i> – карповые							
<i>Abramis brama</i> (L.) - лещ	+	+	-	-	+	+	+
<i>Alburnus alburnus</i> (L.) - уклейка	+	-	-	+	+	+	+
<i>Leuciscus idus</i> (L.) - язь	+	+	-	+	-	+	+
<i>Leuciscus leuciscus</i> (L.) - (обыкновенный) елец	-	-	-	+	-	+	-
<i>Rutilus rutilus</i> (L.) - плотва	+	+	+	+	+	+	+
Сем. <i>Lotidae</i> – налимовые							
<i>Lota lota</i> (L.) - налим	+	+	-	-	+	+	+
Сем. <i>Percidae</i> – окунёвые							
<i>Gymnocephalus cernuus</i> (L.) - ёрш	+	-	-	-	-	+	-
<i>Perca fluviatilis</i> L. - речной окунь	+	+	+	+	+	+	+
Сем. <i>Cottidae</i> – рогатковые							
<i>Cottus gobio</i> L. - обыкновенный подкаменщик	+	+	-	+	-	+	+
ИТОГО	10	8	4	8	7	14	14

* по данным Г.М.Носатовой и Г.М.Шевцовой (1966);

** данные из книги «Естественные и экономические условия рыболовного промысла в Олонецкой губернии» (1915).

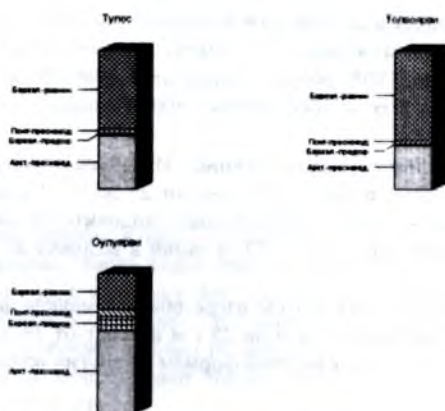


Рис. 4. Соотношение рыб разных фаунистических комплексов в опытных уловах озёр Тулос, Толвоярви и Оулуярви

Особая ценность этих водоёмов с точки зрения исследования биоразнообразия заключается в том, что в них обитают две (мелкая и крупная) формы ряпушки *Coregonus albula* (L.) и две экологические формы сига *Coregonus lavaretus* (L.).

В оз. Тулос обнаружено две формы сига: среднетычинковые с числом жаберных тычинок 29-37 (мода 34), и многотычинковые — с числом жаберных тычинок 47-60 (мода 54) (рис. 5). Рыбы разных форм имеют значительные различия по линейно-весовым показателям, срокам созревания, плодовитости.

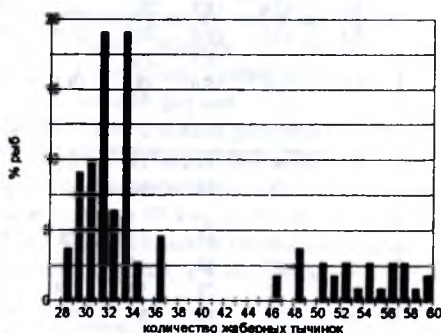


Рис. 5. Распределение жаберных тычинок сига оз.Тулос в 1997 г.

Более многочисленными в уловах были среднетычинковые сити (80%), длиной от 12 до 22 см, массой от 6 г до 120 г, и возраст от 1+ до 5+. Массовое

созревание сегов отмечено в возрасте 2+, единичные — в 1+. Самая маленькая половозрелая самка сига в возрасте 1+ имела длину 13,5 см, массу 25 г, абсолютную плодовитость 995 икринок, относительную 40; а самая крупная самка имела возраст 4+ лет и абсолютную плодовитость — 2760 икринок, относительную — 31.

Многотычинковые сиги были крупнее. Их длина в уловах варьировала от 18 до 39 см, вес от 100 г до 780 г и возраст от 2+ до 8+. Самцы созревают в возрасте 5+ и 6+, самки - 7+ и 8+. Абсолютная плодовитость самки в возрасте 7+ составила 16040, относительная — 27, а самки в возрасте 8+ — 17600 и 24 икринки соответственно.

Кроме двух форм сига в этом озере обитает мелкая форма ряпушки, длиной от 8,5 до 14,5 см, массой от 6 до 25 г и возраст от 1+ до 4+ лет. Темп роста ряпушки оз. Тулос близок к мелким формам из других водоемов (табл.4).

Таблица 4

Линейный и весовой рост ряпушки в исследованных водоемах
(* крупная форма ряпушки)

Водоем	Возраст					Источники
	0+	1+	2+	3+	4+	
Длина (ас), см						
Онежское озеро	-	11,0	12,7	13,9	14,8	- Гуляева, 1983
Лижемская губа	-	11,8	15,5	16,4	18,4	36 Стерлигова и др., 1997
Онежского озера						
Тулос	-	8,4	11,3	12,0	13,8	14 Стерлигова и др., 1998
*Толвоярви	14,2	16,7	17,6	18,3	19,8	25 Первозванский, Стерлигова и др., 1998
*Ала-Толвоярви	14,0	17,8	18,7	20,1	21,2	59 То же
*Юля-Толвоярви	13,5	17,5	19,0	20,5	21,0	201 То же
*Сариярви	-	-	18,7	20,4	-	17 То же
*Инари	7,8	9,0	15,0	18,4	19,3	75 Стерлигова и др., 1991
Масса, г						
Онежское озеро	-	9	18	21	26	-
Лижемская губа	-	16	34	42	58	36
Онежского озера						
Тулос	-	6	14	17	22	14
*Толвоярви	22	44	52	66	84	25
*Ала-Толвоярви	26	57	78	94	128	59
*Юля-Толвоярви	25	55	80	97	107	201
*Сариярви	-	-	76	107	-	17
*Инари	3	9	21	39	44	75

Ряпушка впервые нерестится в возрасте 1+ при длине тела 8,5 см и массе 6 г, имеет абсолютную плодовитость 330 икринок, что также типично для популяций мелкой ряпушки. По темпу роста и плодовитости мелкая ряпушка значительно отличается от крупной (табл. 4).

Таким образом, в озерах Средней Карелии коренным образом меняется состав ихтиофауны. Число видов рыб в каждом озере возрастает до 10-14. Но практически из озер исчезают все лососевые рыбы (сем. *Salmonidae*), кроме проходного лосося в оз. Тулос. Это явление не характерно для всей Средней Карелии, так как кумжа и голец по-прежнему остаются в составе ихтиофауны этого региона, но они обитают только в крупных озерах или озерах и реках Беломорского бассейна.

В исследованных озерах рыбы арктического пресноводного комплекса отходят на второй план (только 35% по ихтиомассе против 72,5% в Лапландии), хотя число видов остается прежним. Сиг все еще является основным фоновым видом для многих озер этого региона, но из обследованных нами озер он встречен только в оз. Тулос. Здесь он представлен двумя формами: среднетычинковым, причем он близок к балтийскому сигу — *C. lavaretus lavaretus* (L.) и многотычинковым — *C. lavaretus pallasi* (Val.). Следует особо подчеркнуть появление в этом регионе еще одной формы сига — типично многотычинкового сига, который характерен для некоторых водоемов Средней Карелии, Финляндии и Швеции. Во многих озерах он занимает экологическую нишу сига-планктофага, ведущего пелагический образ жизни. Однако для питания зоопланктоном в этих озерах появляется еще один узко специализированный планктофаг — ряпушка. Она живет и в некоторых водоемах Северной Лапландии, но ее нет в исследованных нами озерах и во многих озерах Мурманской области из бассейна Баренцева моря. Она появляется чуть южнее в бассейнах Балтийского и Белого морей, но на Севере она представлена только мелкой формой.

На протяжении своего ареала ряпушка *Coregonus albula* (L.) отмечена более, чем в 1000 озерах. На территории Карелии в бассейнах Белого моря, Онежского и Ладожского озер европейская ряпушка отмечена в 332 водоемах из 800 обследованных, и только в 60 озерах обитает крупная форма ряпушки (Герд, 1949; Потапова, 1978). В Толвоярской группе озер сиговые рыбы представлены только крупной формой ряпушки, а в оз. Тулос — мелкой формой ряпушки и двумя формами сига.

В Средней Карелии в составе рыбной части сообщества на первое место выходят представители борельно-равнинного комплекса как по числу видов (5), так и по биомассе (60%). К уже имеющимся видам здесь добавляются новые — плотва, елец, язь, ерш. Основу ядра рыбного населения озер составляют окунь, плотва и сиг.

Сокращается число видов бореально-предгорного комплекса (было 5 видов стало 3, выпали из списка кумжа, голянь), падает и их доля в общей ихтиомассе (всего 1,5% против 25,5% на Севере).

Следует подчеркнуть, что в составе ихтиофауны впервые появляются представители южного комплекса — понто-каспийского (лещ и уклейка), но по биомассе они составляют в уловах всего лишь 3,0%. Эти водоемы еще достаточно холодны для них, здесь они не достигают высокой численности и биомассы.

Отметим, что в Средней Финноскандии возрастает разнообразие рыб как по числу видов (10-14 в каждом озере и до 20 во всем регионе), так и по числу экологических форм у сигов (5 форм во всем регионе), ряпушки (2 формы) и голяца (2-3 формы). С повышением биомассы зоопланктона (0,6-1,7 г/м³) и бентоса (1-15 г/м²) увеличивается и общая ихтиомасса в водоемах: если для озер Лапландии она составляла 6-15 кг/га, то в этом регионе она уже равна 20-50 кг/га (Решетников, Владимирская, 1964; Решетников, 1979, 1980; Китаев, 1984; Ильмаст, 1999).

Если для водоемов Севера характерна эврифагия для многих видов рыб (Решетников, 1963), там узкие стенофаги возможны только среди хищных рыб, то здесь кроме хищников-ихтиофагов уже появляются стенофаги с узкой специализацией на питание зоопланктоном (ряпушка, корюшка и многотычинковый сиг). Однако и здесь все еще нет рыб, питающихся только фитопланктоном или макрофитами (изредка их поедает плотва), настоящие фитофаги обитают только в южных водоемах. Практически не занята ниша илофагов и детритофагов (частично это восполняет лещ), однако это тоже экологические ниши рыб южного происхождения, условия жизни для которых в водоемах Средней Карелии не пригодны.

По сравнению с Севером трофическая сеть становится сложнее, часто одно звено дублируется несколькими видами рыб, но настоящая насыщенность всех звеньев трофической сети наступает в более южных водоемах.

Глава 4. Динамика рыбного населения водоёмов Южной Карелии (на примере Сямозера)

В Южной части Финноскандии практически не осталось ни одного водоема, в той или иной мере не затронутого хозяйственной деятельностью человека. Не является исключением и Сямозеро, которое выбрано в качестве модельного водоема, так как на нем ведутся многолетние исследования. Многие авторы как в России, так и за рубежом считают, что только длительные наблюдения по многим параметрам среды позволяют уловить начавшиеся сдвиги в изменении экосистемы.

1. Сямозеро как среда обитания рыб

Характеристика. Сямозеро (61°55' с.ш., 33°11' в.д.) расположено на высоте 106,5 м над уровнем моря, площадь водосбора — 1610 км², зеркала — 266 км², наибольшая длина 24,6 км, наибольшая ширина 15,1 км. Форма озера

овальная с лопастными заливами и островами (80). Основной тип донных отложений — илы (около 60% площади дна) и 22% занято железорудными образованиями. Все мелководье озера занимают каменисто-песчаные и песчаные грунты.

Озеро с устойчивым уровневным режимом, годовые амплитуды колебаний за период наблюдений изменялись от 16 до 79 см при средней многолетней 50 см (Литинская, 1977). Начиная с 1981 г и по настоящее время идет понижение уровня. Сямозеро относится к типу озер с умеренным термическим режимом. Наиболее раннее вскрытие наблюдалось 29 апреля 1950 г, а самое позднее — 27 мая 1956 г., в среднем — 15 мая. За весь период наших наблюдений аномально теплыми были 1972, 1973 и 1999 гг. Показатель условного водообмена равен 0,24, т.е. предполагается, что водные массы озера заменяются один раз в четыре года (Фрейндлинг, 1959).

Гидрохимическая характеристика. Химический состав вод Сямозера формируется под влиянием поверхностного и подземного стока с водосбора и развивающихся в нём внутриводоёмных процессов. На динамику кислорода в период открытой воды основное влияние оказывает ветер. В 1950-е годы летом поверхностный слой воды содержал кислорода в среднем около 9,2 мг/л, что составляло 96-98% от нормального насыщения (Лобза, 1959). Исследованиями 1974 г. обнаружено, что содержание кислорода в абсолютных величинах в поверхностном слое уменьшилось до 7,80-8,75 мг/л (86-96%), а по данным 90-х годов отмечается незначительное увеличение содержания кислорода.

По сравнению с исследованиями 1955-1956 гг. содержание свободной углекислоты в 1974 г. увеличилось в два раза (4,4-8,5 мг/л CO_2), в 1992-1996 гг. — в полтора (6,2 мг/л CO_2). Газовый режим в последние годы несколько улучшился вследствие сокращения работ по осушению болот и запрета внесения удобрений на поля с самолёта.

Прозрачность воды снизилась с 2,6-4,6 м в 1954 г. до 0,7-2,5 м в 1973-1995 гг., а в 1992-1996 гг. составила 0,5-3,5. Величина pH по озеру изменялась от 6,2-7,4 в глубоководной части озера до 5,99 в заливах Лахта и Имат. Перманганатная окисляемость в 1954 г. составила 7,5 мг O_2 /л, в 1974 г. — 6,5, в 1992 г. — 8,5 мг O_2 /л.

Существенно увеличился приток биогенов в водоем, вызванный интенсификацией сельскохозяйственных работ, осушением болот и заболоченных лесов на водосборе, рубкой лесов и рекреационным строительством, т.е. использованием береговой зоны под базы отдыха и садоводческие кооперативы. Численность постоянных жителей по берегам озера возросла с 1 тысячи человек в 1950-е годы до 5 тысяч в 90-е (в летний период до 15 тыс. человек). Все это привело к росту концентрации биогенов в озере. Так суммарный азот в 1950-е годы составлял 0,07-0,28 мг/л, в 70-е — 0,40-0,86, в 90-е — 0,2-0,72 мг/л, минеральный фосфор в прежние годы отмечался лишь в виде следов, в 70-е годы достигал в среднем 0,004 мг/л, в некоторых заливах колебался от 0,02 до 0,14 мг/л (Сабылина и др., 1998).

Гидробиологическая характеристика водоёма. Фитопланктон как в 1950-е, так и в 90-е годы представлен весной и осенью диатомовыми, летом синезелеными водорослями с преобладанием *Cocconeis*, *Anabaena*, *Gleotrichia* и зелеными водорослями *Eudorina elegans* (Филимонова, 1962; Чекрыжева, 1998). В последние десять лет регулярно с июня по сентябрь по всему озеру отмечается довольно сильное «цветение воды», которое раньше наблюдалось лишь в заливах и только в отдельные теплые годы. Биомасса фитопланктона в 80-е годы составила 3,8 мг/л, в 90-е — 2,8 мг/л (Чекрыжева, 1998). Расчетная продукция, выполненная по С.П. Китаеву (1984) в 1940-е годы равнялась 40 г/м³, в 50-е — 46, в 80-е — 113 и в 90-е — 84 г/м³.

Годовая продукция перифитона за вегетационный период в среднем равнялась 0,9 г/м², или 75% от продукции макрофитов (Стерлигова, Комулайнен и др., 1991). Годовая продукция макрофитов в пересчете на единицу площади составляла 0,9 г/м² водной поверхности озера, или 0,15 мг/л (Клюкина, 1977, Комулайнен, 1998). В последние годы по нашим данным отмечается значительное зарастание заливов.

Общая численность микроорганизмов в грунтах колебалась от 3070 в центральном плесе до 10970 млн. кл./л в заливах, биомасса соответственно от 12,2 до 32,1 мг/л. Сравнительно высокие показатели биомассы микроорганизмов в заливах и грунтах свидетельствуют о локальном характере процессов эвтрофирования водоёма (Филимонова, 1977).

Наиболее четко изменения в структуре сообщества прослеживаются на примере зоопланктона. Для Сямозера средняя биомасса зоопланктона за период вегетации, рассчитанная для всей толщи, в 1932-1937 гг. составила 0,35 г/м³, в 1954-1955 — 0,5, в 1973-1975 — 1,4, в 1981-1984 — 2,3, в 1986-1988 — 2,5 и в 1989-1992 — 1,8 г/м³ (Смирнов, 1939; Филимонова, 1962; Лазарева, 1977; Бушман, 1982; Стерлигова и др., 1988, 1992). В зоопланктоне появились виды — индикаторы повышенной трофности: *Polyartha luminosa*, *Synchaeta pectinata*. Изменилось соотношение числа пелагических видов ракообразных и таксонов коловраток. В три раза по сравнению с 50-ми годами увеличился показатель трофности (E1 — 0,18 и E2 — 0,52). Продукция зоопланктона определена расчетным методом и в среднем за вегетационный период в 1940-е годы составила 5,25 г/м³, в 50-60-е — 7,5 г/м³, в 70-е — 21,0, в 80-е — 31,0 и в 1990-е — 27,0 г/м³ (Бушман, 1990; Кучко, 1998).

Основную роль в формировании количественных показателей макрозообентоса в Сямозере играют личинки хирономид, олигохеты и моллюски. Среднегодовая биомасса бентоса в 1933г. составила 3,1 г/м², в 50-х гг. — 4,2 г/м², в 1973-1974гг. — 1,6 г/м² при низкой водности и высоких летних температурах воздуха (до 30°) и воды (21°-23°), в 1982-1984 — 3,2, в 1985-1987 — 4,8, в 1988-1993 — 2,8 г/м² (Смирнов, 1939; Соколова, 1962, 1977; Павловский, 1987, 1998). Данные по биомассе бентоса, за исключением маловодных и теплых лет (1972-1975), отличаются незначительно. Отмеченные межгодовые колебания биомассы макробентоса в Сямозере определяются

динамикой количественных показателей хириноид, что характерно и для других водоемов (Беляков, 1983, Баканов, 1997).

Величина продукции макрозообентоса, рассчитанная по А.Ф. Алимову (1986), составила за вегетационный период в 1954-1955 гг. — 0,5 г/м², в 1973-1974 — 4,5, в 1982-1984 — 8,1, в 1985-1987 — 11,1 и в 1989-1993 — 7,2 г/м².

Таким образом, исследования показали, что в гидрологическом и биологическом режимах Сямозера произошли значительные изменения. Увеличение притока биогенов вызвало в Сямозере интенсивное «цветение воды», уменьшение прозрачности, дефицит кислорода и т.д. Массовое развитие фитопланктона и микрофлоры способствовало росту биомассы зоопланктона. В составе зоопланктона появились коловратки, характерные для водоемов прудового типа, а в структуре зоопланктона происходит замена длинноцикловых и крупных форм на формы мелкие и короткоцикловые. Это ведет к ускоренному обороту, увеличению продукции и Р/В-коэффициентов.

2. Изменения в составе рыбного населения Сямозера.

Структура рыбного населения. Начало ихтиологическим работам на Сямозере было положено в 1927г. профессором И.Ф. Правдиным. Ихтиофауна Сямозера до 1962 г. состояла из 21 вида рыб (8 семейств) (Смирнов, 1939; Вебер и др., 1962). В настоящее время она пополнилась еще тремя видами (корюшкой, пелядью и угрем) и насчитывает 24 вида (12 семейств) (Титова, Стерлигова, 1977) Угорь, пелядь и корюшка появились в Сямозере в результате рыбоводных работ. Два вида являются озерно-речными (лосось, шуйский сиг), один — катадромный (угорь). Хариус отмечен лишь в р. Сяпсе, вытекающей из Сямозера. Постоянными обитателями озера являются сиг, ряпушка, корюшка, щука, плотва, лещ, елец, голавль, язь, голянь, укля, густера, синец, голец, щиповка, налим, судак, окунь, ерш, подкаменщик (табл. 5). В уловах до 1960-х годов в Сямозере доминировали рыбы бореального равнинного комплекса (рис.6. А), а последующие годы - рыбы арктического пресноводного комплекса (рис.6. Б). Если раньше до 40% рыб этого комплекса составляли сиг и ряпушка, то в настоящее время более 98% приходится на вселенца-корюшку. Незначительно за последние 20 лет изменилась доля рыб понтического пресноводного (22- 18%) и бореального равнинного комплексов (30-25%). Основу ядра рыбной части сообщества во все годы составляли ряпушка (или корюшка), сиг, судак, лещ и окунь. Присутствуют рыбы тех же фаунистических комплексов, что и в Средней Карелии, но снижается доля рыб арктического пресноводного (до 30%) и бореально-предгорного (до 1%). Резко возрастает как по числу видов, так и по биомассе (45%) доля рыб понто-каспийского комплекса, причем некоторые из них уже входят в состав ядра (лещ, судак). В целом в водоемах Южной Карелии в зависимости от типа озера обитает 15-40 видов рыб при ихтиомассе 80-120 кг/га, с преобладанием сиговых (сиг, ряпушка), окуневых и карповых. Как показали наши исследования на изменения в структуре рыбного

населения, в основном, повлияли промысел, эвтрофирование и спонтанное вселение корюшки.

Таблица 5

Изменение в составе рыбного населения Сязозера за период 1932-1998 гг.

Семейство и вид	1932- 1949	1950- 1959	1960- 1969	1970- 1998
Сем. <i>Salmonidae</i> – лососевые				
<i>Salmo salar</i> L. – атлантический лосось	1	1	1	1
Сем. <i>Coregonidae</i> – сиговые				
<i>Coregonus albula</i> (L.) – европейская ряпушка	4	4	5	2
<i>C. lavaretus lavaretus</i> (L.) – (обыкн.) сиг	2	2	2	2
<i>C. lavaretus pallasii</i> (Val.) – многотыч. сиг	3	3	3	2
<i>C. peled</i> (Gmelin) – пелядь	-	-	-	1
Сем. <i>Thymallidae</i> – хариусовые				
<i>Thymallus thymallus</i> (L.) – евр. (обыкн.) хариус	1	-	-	-
Сем. <i>Osmeridae</i> – корюшковые				
<i>Osmerus eperlanus</i> (L.) – корюшка	-	-	-1	5
Сем. <i>Esocidae</i> – щуковые				
<i>Esox lucius</i> L. – обыкновенная щука	3	3	3	3
Сем. <i>Anguillidae</i> – угревые				
<i>Anguilla anguilla</i> (L.) – речной угорь	-	-	-	1
Сем. <i>Cyprinidae</i> – карповые				
<i>Abramis ballerus</i> (L.) – синец	1	1	1	1
<i>A. brama</i> (L.) – лещ	2	2	2	3
<i>Alburnus alburnus</i> (L.) – уклейка	2	2	3	3
<i>Blicca bjoerkna</i> (L.) – густера	1	1	1	1
<i>Leuciscus cephalus</i> (L.) – голавль	2	1	-	-
<i>L. idus</i> (L.) – язь	2	2	1	1
<i>L. leuciscus</i> (L.) – обыкновенный елец	2	2	2	2
<i>Phoxinus phoxinus</i> (L.) – обыкн. голянь	1	-	-	-
<i>Rutilus rutilus</i> (L.) – плотва	3	3	3	3
Сем. <i>Balitoridae</i> – балиторовые				
<i>Barbatula barbatula</i> (L.) – усатый голец	1	1	1	1
Сем. <i>Cobitidae</i> – вьюновые				
<i>Cobitis taenia</i> L. – обыкновенная Шиповка	1	1	1	1
Сем. <i>Lotidae</i> – налимовые				
<i>Lota lota</i> (L.) – налим	3	3	3	3
Сем. <i>Percidae</i> – окуневые				
<i>Gymnocephalus cernuus</i> (L.) – ерш	4	4	4	5
<i>Perca fluviatilis</i> L. – речной окунь	4	4	4	5
<i>Stizostedion lucioperca</i> (L.) – судак	4	4	4	4
Сем. <i>Cottidae</i> – рогатковые				
<i>Cottus gobio</i> L. – обыкновенн. Подкаменщик	1	1	1	1

Примечание. В таблице применена условная (в баллах) оценка биомассы видов рыб: 1 – редкий вид, 2 – малочисленный вид, 3 – средний по численности вид, 4 – многочисленный вид, 5 – массовый вид.

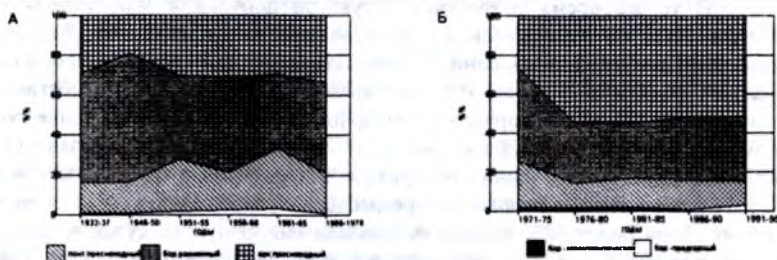


Рис. 6. Соотношение рыб разных фаунистических комплексов в уловах Сязозера (А — до вселения корюшки, Б — после вселения).

Изменения в структуре рыбного населения под влиянием промысла.

Рыбопродуктивность водоема складывается из взаимодействия популяций разных видов рыб, среды их обитания и формы хозяйства на водоеме. Форма организации рыбного хозяйства является важным фактором, с помощью которого может быть достигнуто направленное изменение условий жизни рыб, соотношение отдельных видов в рыбной части сообщества и состояние их запасов (Никольский, 1960, 1974; Бердичевский, Иоганзен, 1982).

Изучение динамики численности рыб и характера промысла на Сязозере показало, что одной из основных причин снижения промысловой продуктивности является нерациональная система эксплуатации запасов. Промысел рыбы осуществляется разными орудиями лова, количество которых значительно варьирует по годам.

В годы войны промысел был запущен, и в первые послевоенные годы четко прослеживается его отсутствие на структуру популяций рыб: увеличение среднего и максимального размера рыб в уловах и увеличение вылова на рыболовное усилие и т.п.

Начиная с послевоенных годов и по настоящее время в связи с применением капроновых сетей и ставных неводов усилилось воздействие промысла на ценные виды рыб (ряпушку, сига, судака и леща). Одновременно значительно уменьшился пресс на ерша, окуня, плотву и налима в связи с сокращением использования тягловых неводов, мутников, береговых мереж.

Наблюдения показали, что ценные виды рыб, как правило, вылавливаются в период нерестовых миграций и на местах нереста. Такое систематическое нарушение естественного воспроизводства привело к глубоким изменениям в структуре их популяций. Их популяции «омолодились», преобладающими стали неполовозрелые и впервые нерестующие особи, нерестовые стада состоят лишь из 1-2 поколений. Такая возрастная структура способствует уменьшению общей популяционной плодовитости, снижению эффективности нереста и ухудшению качества потомства.

В то же время возрастная структура популяций малоценных рыб свидетельствует об их нормальном естественном воспроизводстве. В нересте принимают участие 5-6 поколений, с преобладанием особей среднего и старшего возраста. Эффективный нерест и слабое воздействие промысла способствовали увеличению численности корюшки, ерша, плотвы и окуня в последние годы. Динамика уловов представлена на рис. 7 по данным Петрозаводского рыбокомбината с учетом наших материалов по сортировке группы «мелочь» и опытных уловов. На основе анализа промысловых уловов было установлено, что до 60—х годов более 60% вылова составляли сиг, ряпушка, судак и лещ, а в настоящее время более 70% промысловой продукции Сямозера стали давать корюшка и прочая «мелочь» (окунь и плотва менее 14 см, уклейка, ёрш, мелкий судак и др.). Основная промысловая рыба Сямозера ряпушка, на долю которой в среднем многолетнем вылове приходилось 26% (в отдельные годы до 40-50%), в настоящее время составляет менее 1%.

Таким образом, нерациональный промысел способствует снижению численности ценных рыб и увеличению численности и биомассы малоценных и мелких видов рыб.

Влияние эвтрофирования. Другой причиной изменений в структуре рыбного населения является эвтрофирование. К 90-м годам увеличение притока биогенов в Сямозере вызвало снижение прозрачности, уменьшение концентрации кислорода и увеличение концентрации CO_2 . Прежде всего все это отразилось на размножении, как на одном из важных звеньев жизненного цикла

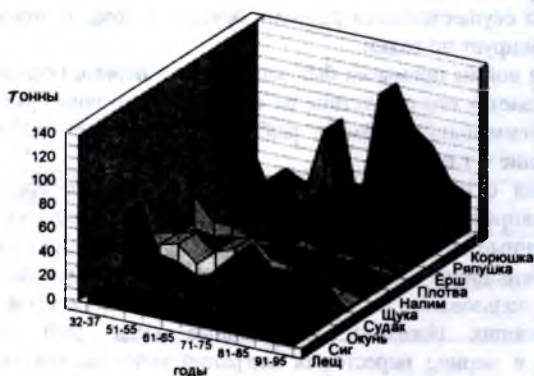


Рис. 7. Динамика вылова рыб Сямозера

рыбы, обеспечивающим воспроизводство популяции и сохранение вида. В зависимости от особенностей нерестового субстрата, особенностей эмбриогенеза и ранних стадий развития согласно С.Г. Крыжановскому (1949), выделяют экологические группы рыб по характеру размножения.

Из этих групп в Сямозере обитают: литофилы — судак, частично сиг, ряпушка; фитофилы — лещ, щука, плотва и т.д.; псаммофилы корюшка, частично ряпушка, сиг. По условиям размножения рыб предпочтение остается за рыбами, которые для размножения выбирают галечниково-песчаные грунты, раньше это были сиги и ряпушка, теперь корюшка.

Время наступления половой зрелости у разных видов рыб подвержено значительным изменениям и варьирует у разных популяций одного и того же вида, а также в пределах одной популяции (Кошелев, 1981). В зависимости от сезона нереста, рыбы Сямозера условно делятся на весенненерестующих (щука, корюшка, окунь, плотва), летненерестующих (лещ, уклея, судак, ерш), осенненерестующих (сиг, ряпушка) и зимненерестующих (налим) (рис. 8). Начиная с 1940-х годов и по настоящее время в уловах всегда преобладали рыбы с весенним нерестом (40-80%), относительно стабильной оставалась доля с летним нерестом (15-25%), однако в последние годы значительно снизилась доля рыб с осенним нерестом (с 30% до 1%). Нашими исследованиями установлено, что причинами неудовлетворительного состояния запасов осенненерестующих рыб (сига и ряпушки) является нарушение условий естественного воспроизводства в период длительной инкубации (6-7 месяцев), вызванное частичным заилением нерестилищ в результате процессов эвтрофирования, мелиоративных и сельскохозяйственных работ. Слой

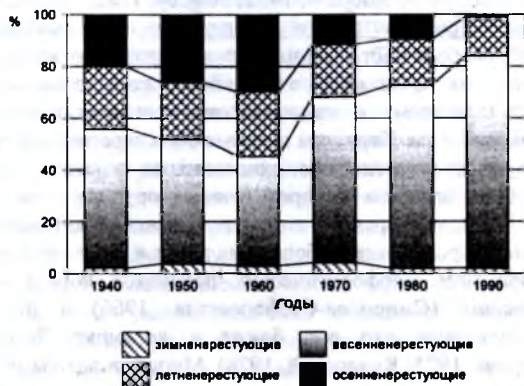


Рис. 8. Процентное соотношение рыб в уловах Сямозера в зависимости от сезона нереста.

осадконакопления теперь достигает 11 мм ежегодно. Другая причина повышенной смертности на ранних стадиях — выеданием икры ценных видов рыб беспозвоночными и рыбами. Наши опыты, показали что, один ручейник в зависимости от густоты засева икры сиговых на нерестилищах способен потреблять от 1 до 13 икринок, ёрш — от 1 до 16 икринок в сутки (Стерлигова, Павловский, 1984, 1986).

С одной стороны, повышение трофического статуса озера во время эвтрофирования создает хорошие условия нагула и роста сиговых рыб. С другой стороны, плохие кислородные условия в зимний период, усиленное заиливание грунтов и выедание икры вызывают повышенную ее гибель в период длительной осенне-зимней инкубации (Титова, 1973; Титова и др. 1981, 1983). Одновременно среди самок сига Сямозера в нерестовом стаде появляются особи с гонадами на стадиях II-III, имеющие возраст 4+ и более, что может служить косвенным признаком возможного пропуска нереста. Кроме того в летний период часто попадаются особи с не выметанной икрой, и это, как отмечают ряд авторов, является ответной реакцией воспроизводительной системы самок на резкие изменения внешних условий (Кошелев, 1981, 1984; Акимова, Рубан, 1992).

Ухудшение условий воспроизводства приводит к перестройкам в составе рыбного населения. Предпочтение и наилучшие условия для выживания в Сямозере получают корюшка, щука, окунёвые и карповые с их весенним и летним нерестом и с коротким сроком инкубации икры. В Сямозере еще сохраняются условия для естественного воспроизводства сиговых, но очень низка эффективность процесса выживания (10-11%). В большинстве водоемов европейской части ареала, особенно в водоемах Польши, Прибалтики, Германии, Франции, также резко ухудшились условия воспроизводства, и гибель икры сиговых в природе достигает 90% и более, т.е. эти рыбы могут исчезнуть полностью (Lahti et al., 1979; Salojärvi, 1982; Selgeby, 1982; Zuromska, 1982).

Вселение корюшки и его последствия. В проблеме динамики численности рыб особое место занимают исследования вновь создаваемых популяций, анализ их адаптаций к системе уже сложившихся пищевых взаимоотношений в водоеме и изменчивости основных параметров вида в условиях новой экосистемы. Корюшка впервые была зарегистрирована в водоеме 1968 г. Существует две версии проникновения ее в озеро: первая — икра корюшки могла быть занесена на промысловых орудиях лова из Онежского озера (Осипова, 1972), и вторая — личинки ладожской корюшки оказались в водоеме в результате проведения рыбоводных работ в Иматозере, имеющем сток в Сямозеро. Сравнение морфологических признаков корюшки Сямозера с корюшкой Онежского (Смирнова-Стефановская, 1966) и Ладожского озера (Петров, 1926) показало, что она ближе к корюшке Ладожского озера (Стерлигова, Егорова, 1975; Кудерский, 1976). Многими авторами неоднократно отмечались факты «самостоятельного» расселения корюшки как в Карелии, так и за ее пределами (Кузнецов, 1951; Александрова, 1959; Гуляева, 1964; Кудерский, 1968, 1975, 1976; Браценюк, 1973). Динамика вылова корюшки в Сямозере показана на рис. 9. До 1980 г. вылов корюшки колебался от 5 до 8 кг/га (до 200 т в год, что равнялось всему годовому вылову рыбы на озере ранее). Отметим для сравнения, что в Ладожском и Онежском озерах уловы корюшки составляют 1,2, в Сегозере — 0,6 и в Рыбинском водохранилище — 1,6 кг/га (Архипцева, 1956; Смирнова-Стефановская, 1966; Иванова, 1982).

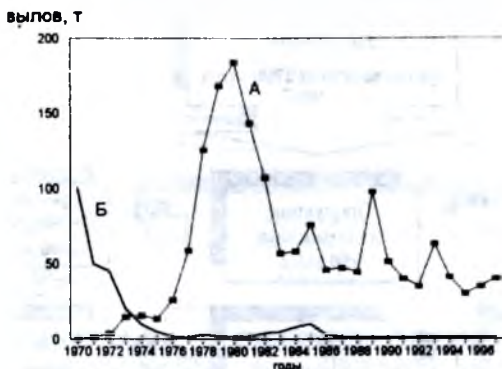


Рис. 9. Динамика промысловых уловов корюшки (А) и ряпушки (Б) Сямозера

В эти же годы вылов ряпушки снизился со 105 до 0,015 т, и с 1981 г. она встречается в водоеме единичными экземплярами, так же как и сиг. Изучая подробно питание корюшки летом, мы обнаруживали до 40 личинок ряпушки и 20 личинок сига в одном ее желудке. Практически корюшка вытеснила из водоема ряпушку и сига за счет выедания их личинок. Подтверждается мнение многих исследователей, что значительный негативный эффект оказывает вселение и случайное проникновение новых видов, особенно хищников, которые представляют угрозу для аборигенных сообществ.

Быстрому росту численности корюшки Сямозера способствовали хорошие условия откорма (биомасса зоопланктона более $2,5 \text{ г/м}^3$) и благоприятные условия для размножения (весенний нерест).

Появление корюшки в водоеме и падение численности сиговых вызвали большие изменения в системе пищевых отношений хищных рыб Сямозера, которые в водоеме представлены судаком, налимом, щукой и окунем. У молоди всех хищников во вновь сложившихся условиях отмечается более длительное питание зоопланктоном, уменьшение или выпадение бентосного периода откорма и более ранний переход к хищному образу жизни (за счёт потребления личинок корюшки). Все взрослые хищники, кроме щуки, в питании которой доминирует молодь окуня, перешли на питание корюшкой. Со сменой основного объекта откорма изменился сезонный ритм и интенсивность откорма хищников, который переместился с осени на весну (нерестовая корюшка), что привело к увеличению темпа роста судака, окуня и налима (Попова.1982).

Если раньше (1950 г.) большой процент ряпушки и сига в пищевом спектре хищников Сямозера свидетельствовал о необходимости ограничения их численности в водоеме, то в настоящее время при возрастании популяции корюшки приходится заботиться о всемерном поддержании и даже их увеличении.

С вселением корюшки коренным образом изменилась структура трофических связей (рис. 10—13). Если раньше в водоеме было два равных



Рис. 10. Схема трофических связей в Сямозере в 40-50 годы.



Рис. 11. Схема трофических связей в Сямозере в 50-60 годы.

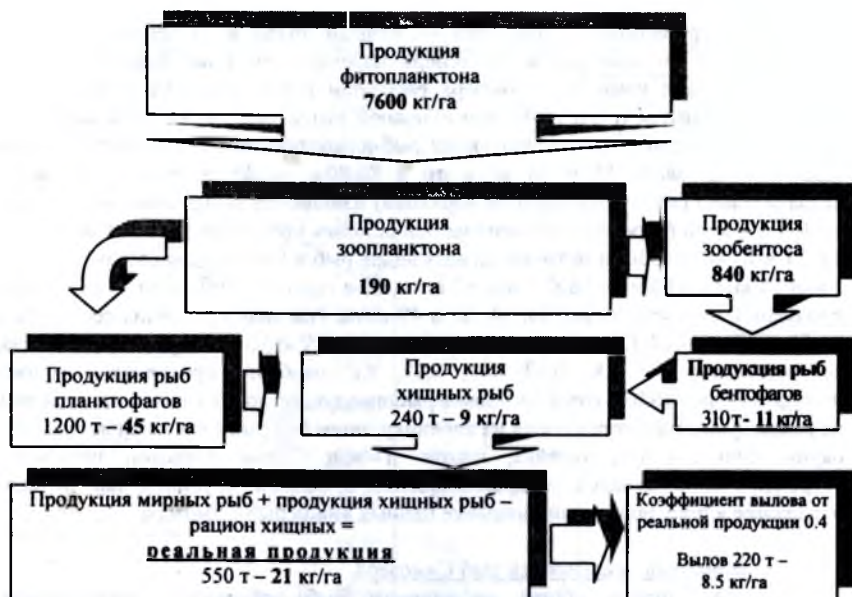


Рис. 12. Схема трофических связей в Сязозере в 70-80 годы.

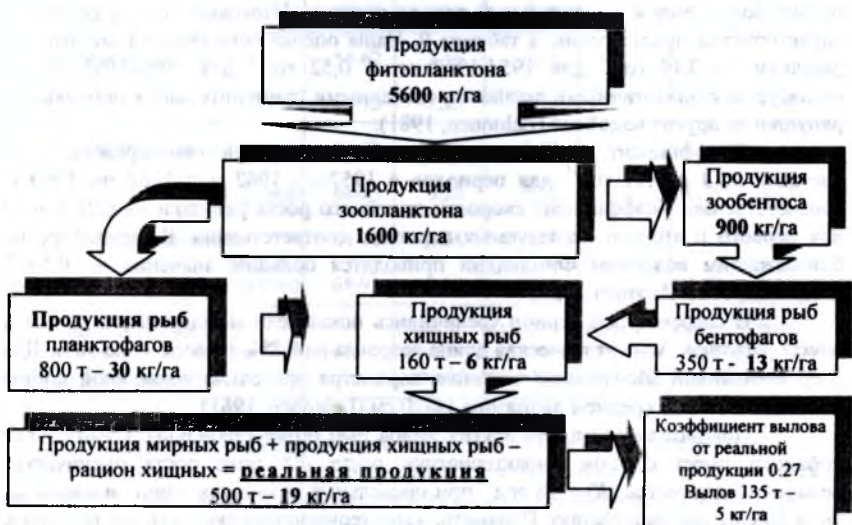


Рис. 13. Схема трофических связей в Сязозере в 90 годы.

потока: 1) зоопланктон — ряпушка — хищные рыбы и 2) бентос — рыбы-бентофаги — хищные рыбы, то теперь первый путь явно преобладает над вторым. Впервые нами для Сямозера рассчитан поток вещества и энергии по трофическим цепям и показано, что основной поток идет через зоопланктон. В связи с этим резко возросла продукция рыб-планктофагов: если в 1940 и 1950-е годы она составила 15 и 16 кг/га, то в 70-80-е — 45, в 90-е — 30 кг/га; незначительно (из-за доли хищной корюшки) изменилась продукция хищных рыб — 4, 9 и 6 кг/га и практически неизменной осталась продукция рыб бентофагов — 14, 11 и 13 кг/га. Общая ихтиомасса всех видов рыб в 1940-е годы составляла 1980 т или 71 кг/га, в 50-е — 1800 т или 67 кг/га, 80-е годы — 3000 т или 113 кг/га при продукции, соответственно, 33, 34, 65 и 49 кг/га. Реальная продукция составила в 40-50-е годы — 14-13 кг/га, в 80-90-е годы — 21-19 кг/га и коэффициент вылова, соответственно, — 0,8; 0,37; 0,5; 0,27, т.е. наиболее продуктивно водоем использовался в 1940-е годы. Основная рыбопродукция до 80-х годов приходилась на ряпушку, а в настоящее время на корюшку, затем как ранее так и сейчас следуют окунь, ёрш, судак, уклейка, плотва и лещ. Таким образом, промысел, эвтрофирование водоема и проникновение в водоем корюшки нашли свое отражение в популяционной динамике ценных видов рыб Сямозера.

Динамика численности рыб Сямозера.

Для оценки общей численности рыб использован виртуальный популяционный анализ (ВПА). На основании проведенного на Сямозере исследования получены данные по популяционным характеристикам основных промысловых видов за длительный период времени. Итоговые оценки основных характеристик представлены в таблице 9. Наша оценка естественной смертности ряпушки — 0,44 год⁻¹ для 1954-1962 гг. и 0,52 год⁻¹ для 1968-1993 гг. — согласуется с аналогичными оценками, сделанными применительно к популяциям ряпушки из других водоемов (Lehtonen, 1981).

Коэффициент, характеризующий скорость роста сямозерского сига, составил 0,13 и 0,11 год⁻¹ для периодов с 1957 по 1962 и с 1968 по 1990 г. соответственно. Коэффициент скорости линейного роста ряпушки — 0,28 и 0,37 для первого и второго исследуемых периодов соответственно. В литературе по близлежащим водоемам Финляндии приводятся большие значения — 0,5-0,7 (Lehtonen, 1981; Auvinen, 1987).

В современный период увеличились показатели максимальной длины и массы ряпушки. Асимптотическая длина возросла на 8,8%, а масса — на 50%. Для озер Финляндии абсолютные значения параметра предельно возможной длины сига колеблются в среднем диапазоне 18-20 см (Lehtonen, 1981).

Показатели роста для других видов рыб более стабильны. Сямозерская корюшка имеет средние характеристики роста. Её темп роста оценивается величиной параметра (K) 0,18 год⁻¹ при предельных значениях длины и массы 22 см и 108,5 г соответственно. Параметр, характеризующий скорость роста судака, имеет низкое значение и оценивается величиной 0,09 год⁻¹. При этом предельная масса составила 7,6 кг, а длина — 81 см

Таблица 9

Основные популяционные параметры изучаемых видов рыб

Параметр	Годы 19..	Сиг	Ряпу- шка	Корю- шка	Лещ	Суда- дак
Начальный возраст полной улав- ливаемости промыслом t_p (годы)	54-62 68-93	4 5	3 2	 2	 13	 9
Возраст при нулевой длине t_0 (годы)	54-62 68-93	-2,4 -4,6	-1,5 -1,3	 -1,2	 +0,6	 -0,2
Максимальная возраст t_L (годы)	54-62 68-93	8 8	7 7	 7	 18	 16
Максимальная длина L_∞ (см)	54-62 68-93	44,3 43,0	21,5 23,4	 22,0	 40,1	 81,0
Максимальная масса W_∞ (г)	54-62 68-93	710,7 703,3	86,8 130,3	 108,5	 2926	 7645
Коэффициент роста (линейный) K (1/год)	54-62 68-93	0,13 0,11	0,28 0,37	 0,18	 0,14	 0,09
Коэффициент общей смерт- ности Z (1/год)	54-62 68-93	2,16 1,35	0,81 0,71	 0,65	 1,73	 0,26
Коэффициент естественной Смертности M (1/год)	54-62 68-93	0,22 0,20	0,44 0,52	 0,33	 0,24	 0,15
Коэффициент промысловой Смертности F (1/год)	54-62 68-93	1,94 1,15	0,37 0,19	 0,32	 1,49	 0,11
Компен. смер. α (1/(экз \times с.))		$1,05 \times 10^{-11}$	$2,42 \times 10^{-12}$	$4,01 \times 10^{-14}$	$8,81 \times 10^{-12}$	$5,85 \times 10^{-10}$
Не зав. от плот. смерт. β (1/с)		$2,03 \times 10^{-2}$	$2,06 \times 10^{-2}$	$1,91 \times 10^{-2}$	$1,86 \times 10^{-2}$	$0,96 \times 10^{-2}$

Естественная смертность сига в финских озёрах колеблется от 0,2 до $0,25 \text{ год}^{-1}$ (Lehtonen, 1981; Auvinen, 1987), что полностью соответствует полученной оценке естественной смертности сямозерского сига. Примечательно, что для периодов с 1957 по 1962 и с 1968 по 1990 гг. не удается зафиксировать какие-либо изменения естественной смертности сига.

Естественная смертность сямозерской ряпушки в период с 1954 по 1962 г. составила $0,44 \text{ год}^{-1}$, по финским озёрам — $0,3$ (Lehtonen, 1981). С 1968 по 1990 г. естественная смертность сямозерской ряпушки возросла до $0,52 \text{ год}^{-1}$, что может указывать на изменение условий существования.

Показатели смертности корюшки типичны для этого региона и составляют $0,33$ для естественной и $0,32$ для промысловой. Это можно сказать и о леще, естественная смертность которого оценивается $0,24$, хотя для Финляндии характерна естественная смертность в диапазоне $0,15 — 0,33$ (Hilden, Lehtonen, 1982).

Судак имеет низкое значение как естественной — $0,15$, так и промысловой смертности — $0,11 \text{ год}^{-1}$.

На рисунке 14 представлены кривые динамики общей численности в зависимости от величин промысловой смертности. Как видно популяция сига достигла максимальной численности в 1970-1972 гг. Более чем семикратное изменение общей численности за этот период наводит на мысль о значительной роли внешних факторов в динамике этой популяции.

Уловы ряпушки повторяют динамику численности ее популяции в водоеме. Колебания в оценках численности популяции в разные периоды времени очень высоки. Два рассматриваемых периода практически идентичны по картине динамики. Характеризуя полученную динамику численности популяции ряпушки, можно сказать, что в обоих периодах времени она происходит в форме циклических колебаний с малым периодом.

Динамика численности уловов корюшки и популяции в целом идентична, что свойственно короткоцикловым видам рыб. Пополнение корюшки играет ключевую роль в формировании численности популяции. Как правило, его доля примерно составляет 50%. Имеются два периода времени, когда доля пополнения была относительно низкой, и первый из них приходится на 1981 г. Надо отметить, что этому соответствовала высокая численность нерестового стада.

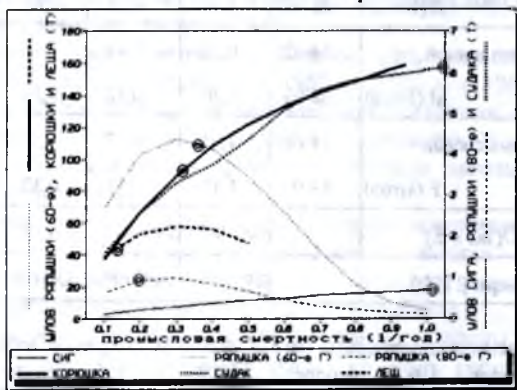


Рис. 14. Получаемые уловы при различной мгновенной промысловой смертности

После непрерывного возрастания численности популяции корюшки, (с 1968 по 1979 гг), произошел спад численности её популяции вплоть до 1982 г. Впоследствии численность корюшки циклично менялась и можно выделить два четырёхлетних цикла.

Для анализа промыслового воздействия на популяции рыб проводились имитационные эксперименты на простых моделях популяций с параметрами, соответствующими оценкам таблицы 9. В частности, проводили прогонки модели с различной промысловой смертностью с интервалом $0,1 \text{ год}^{-1}$. Полученные при этом оценки среднего улова для значений промысловой смертности от $0,1$ до $1,0 \text{ год}^{-1}$ отображены графически на рис. 14, где точками отмечены значения промысловой смертности, соответствующие нынешнему режиму рыболовства, наблюдается. Выраженный недолов для популяций судака и корюшки, для остальных популяций - перелов или величина, близкая к максимальным уловам. Наибольших уловов обеспечивает промысловая смертность $0,3 \text{ год}^{-1}$ для сига, ряпушки и леща. Исходя из результатов исследований необходимо внести изменения в организацию промысла на водоеме.

Таким образом, в водоемах Южной Карелии прослеживается дальнейшее увеличение числа видов в рыбной части сообщества (до 15-40 видов). На фоне увеличения биомассы кормовой базы возрастает и биомасса рыб до 80-120 кг/га. В составе рыбного населения происходит снижение доли рыб арктического пресноводного комплекса и возрастание доли бореально-равнинного (до 40%) и понто-каспийского (до 28%) комплексов.

Многообразие экологических форм у сиговых рыб проявляется в максимальной степени и значительно чаще встречаются многотычинковые сиги (число тычинок 40-60). Основу ядра рыбной части сообщества составляют ряпушка (или корюшка), сиг, судак, лещ и окунь.

На примере Сямозера прослежены изменения в структуре рыбного населения под влиянием промысла, процессов эвтрофирования и при интродукции нового вида. Установлено, что изменение численности нового вида-вселенца (корюшки) следует совершенно определенным закономерностям в изменении численности вида в новой экосистеме («эффект акклиматизации»): сначала идет резкое повышение численности вселенца, затем резкое падение и через некоторый срок наступает период относительной стабилизации численности на новом уровне. При этом происходят существенные перестройки в структуре сообщества, особенно в трофических связях. В Сямозере с 1980-х годов основной поток вещества и энергии пошел по планктонному пути. Методом виртуально-популяционного анализа определены основные параметры популяций промысловых видов рыб и рассчитана величина оптимальной промысловой нагрузки.

Для демонстрации основных изменений в экосистеме Сямозера пользовались методом «фазовых портретов» (Волькенштейн, 1978; Терещенко и др., 1994, 1995, 1997) который показал, что экосистема Сямозера все еще находится в нестабильном состоянии. Поскольку структура сообщества тесно

связана с его функционированием (Алимов, 1986), то можно полагать, что изменения в структуре рыбного населения есть интегральный ответ экосистемы на весь комплекс воздействия среды.

Глава 5. Оценка воздействия форелевого комплекса на лососевую озерно-речную экосистему

Низкая рыбопродуктивность северных водоемов заставляет искать пути ее повышения. Одним из таких способов является промышленное выращивание радужной форели. Так, в Финляндии уже 15 лет назад функционировала 361 форелевая ферма, где было выращено 10,9 тыс. т форели или в среднем 30,2 т на одну ферму, в 1972 г. выращено 1600 т форели, в 1982 — 8000 т, в 1990 — около 19000 т и в 1992 — 18500 т форели (Wahlstrom et al., 1993; Makinen, 1995). В последние годы до 70% форели выращивается в водах Балтийского моря, в связи с принятием в Финляндии нового (более жесткого) законодательства по охране внутренних пресноводных водоемов.

Опытные исследования по выращиванию радужной форели в Карелии, начали проводить в 1960-е годы в основном с целью изучения возможности выживания рыб в озерных условиях (Горбунова, Дмитриенко, 1964; Арендаренко, 1966, 1968).

Промышленным выращиванием радужной форели начали заниматься в 80-е годы. К настоящему времени ее вылов достиг 1200-1500 т, хотя природные условия республики позволяют довести разведение форели до 10 тыс. т ежегодно. Главными сдерживающими факторами остаются в основном проблемы с посадочным материалом и гранулированными кормами. Значительное увеличение промышленного разведения форели в северном регионе привело к новому, еще более мощному и быстрому эвтрофированию водоемов за счет отходов от форелевых ферм, и поэтому назрела необходимость установления предельных объемов выращивания товарной форели и молоди по загрязняющим веществам от форелевых ферм. Это и чисто научная задача — определение экологической ёмкости природных экосистем.

Характеристика водоемов. Исследования быстрого эвтрофирования под воздействием рыбоводного хозяйства проводились на озерно-речной системе в бассейне р. Лижмы (с 1989 по 1992 гг. до строительства фермы и с 1993 по 1997 гг. в период эксплуатации форелевого комплекса) (рис. 15). Вода для инкубации икры, выращивания молоди и содержания маточного поголовья радужной форели берется из Кедрозера. Сточные воды от фермы поступают в Тарасмозеро и далее по Нижней Лижме попадают в Малую Лижемскую губу Онежского озера, где находятся и садки для выращивания товарной форели.

Используемые для выращивания форели озера имеют тектониколедниковое происхождение. По термическому режиму они относятся к группе водоемов с устойчивой стратификацией температуры (Фрейндлинг, 1969). Тарасмозеро и Малая Лижемская губа отличаются от Кедрозера исключительно высокими показателями условного водообмена, соответственно 71, 40 и 1.2.

Если вода оз. Кедрозера заменяется водой с водосборной площади в течение почти целого года, то в оз. Тарасмозере всего за пять дней, а в Малой Лижемской губе — за девять. Гидрологические показатели в связи со строительством рыбоводного хозяйства практически не изменились.

Активная реакция воды близка к нейтральной — pH 6,8-7,2 (Морозов, 1998). По солевому составу воды озер, реки и Малой Лижемской губы относятся к маломинерализованным гидрокарбонатно-кальциевым водоемам с общей суммой ионов 30-40 мг/л.

Содержание общего фосфора и азота в озерах характерно для нижней границы олиготрофных водоемов (Милиус и др., 1987; Хендерсон-Селлерс, Марклэнд, 1990; Теоретические вопросы ..., 1993; Carlson, 1977; Vallenweider, 1979).

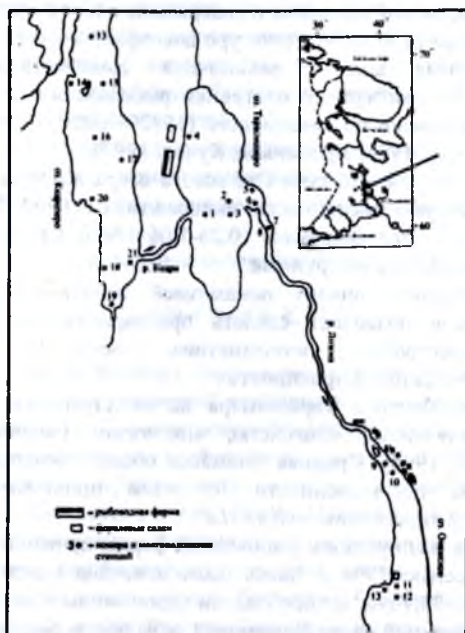


Рис. 15. Карта — схема расположения форелевого хозяйства.

Результаты химического анализа до эксплуатации фермы и после показали, что в настоящее время происходит увеличение содержания в водах этих водоемов общего фосфора от 0,007 до 0,012, на отдельных станциях — до 0,028 мг/л, минерального фосфора — от 0,001 до 0,003 мг/л, на некоторых станциях — до 0,006. Концентрация органического азота в 1992 г. в среднем составляла 0,41 мг/л, в 1994 г. в летний период — 0,74 мг/л. Отмечается рост содержания нитратов и нитритов, что, вероятно, связано как с функционированием завода, так и с климатическими факторами.

В целом состав альгофлоры до постройки Кедрозерского рыбзавода в Тарасмозере был типичным для северных водоемов, не испытывающих заметных антропогенных нагрузок (Комулайнен, 1998). Биомасса фитопланктона достигала 0,1-0,35 г/м³, первичная продукция — 0,14-0,8 мгО₂/л-сутки, что характерно для α-олиготрофных водоемов.

С вводом в действие форелевого хозяйства в составе фитопланктона Тарасмозера доминируют диатомовые водоросли, относительная численность синезеленых, золотистых и зеленых водорослей составляет 3-9%. В целом биомасса водорослей фитопланктона невысока — 3-113 мкг/л или в среднем — 96 мкг/л (0,096 г/м³). Только в районе сброса сточных вод биомасса фитопланктона достигает — 643 мкг/л (0,643 г/м³), что характерно для β олиготрофных озер, на что указывает и содержание хлорофилла *a*-1,9 мг/м³.

Выявленные отличия в структуре альгофлоры могут быть следствием поступления сточных вод с рыбзавода. Количественные показатели зоопланктона оз. Тарасмозера до постройки рыбзавода и в первые годы его эксплуатации были близки по численности (10929-10050 экз./м³) и по биомассе (0,55-0,77г/м³) (Кучко, 1994; Хренников, Кучко, 1997).

В Малой Лижемской губе Онежского озера наблюдается тенденция к постепенному снижению численности зоопланктона (18900-12985 экз./м³) при одновременном росте его биомассы (0,25-1,06 г/м³), т.е. происходит замена мелких форм зоопланктона на крупные.

Таким образом, анализ показателей зоопланктона до постройки рыбзавода и после позволяет сделать предварительный вывод о начале структурной перестройки зоопланктона, возможно, связанной с функционированием данного предприятия.

В макрозообентосе Тарасмозера до эксплуатации фермы (1989 г.) преобладали хирономиды, олигохеты, моллюски, ручейники и поденки (Павловский, 1997, 1998). Средняя биомасса общего бентоса в летнее время составляла 1,48 г/м² при численности 1789 экз./м², причем в русловой части в среднем 4,38 г/м², в «плесовой» — 0,43 г/м².

С началом эксплуатации рыбоводной фермы произошел размыв грунтов в прибрежье, и осенью 1994 г. здесь была отмечена максимальная биомасса макрозообентоса — 33,7 г/м² и преобладали хирономиды и олигохеты.

В глубоководной части Лижемской губы общая биомасса изменялась от 0,1 г/м² на илах до 6,6 г/м² на заиленной глине, в литорали биомасса составляла 1,7 г/м², в приустьевой зоне р. Лижмы — 8,9 г/м², что позволяет характеризовать этот участок как наиболее эвтрофированный.

Таким образом, в связи с вводом в действие форелевого комплекса численность и биомасса организмов донного сообщества увеличились в несколько раз и значительный удельный вес стали занимать бокоплавы.

Состав рыбного населения. Преобладающими видами рыб в опытных уловах являлись ряпушка, сиг, плотва, окунь, щука, лещ, корюшка. Единично в озерах отмечены озерная форель, хариус и язь (табл. 11). Лосось встречается

только в период нерестовой миграции. Богатству видов (13-19) способствует связь с Онежским озером посредством сравнительно многоводной р. Лижмы, благодаря чему небольшое Тарасмозеро (площадь 1,1 км²), по числу видов приближается к Кедрозеру (26 км²). Выловленные рыбы относились к трем фаунистическим комплексам, доли которых почти равны — бореальный равнинный (32%), арктический пресноводный (25%) и бореальный предгорный (28%).

Наметившиеся изменения в экосистеме негативно отразились на популяции лосося, который в прежние годы заходил в количестве 2500 шт., а в настоящее время — не более 500 штук.

Расчеты фосфорной и азотной нагрузки. При выращивании рыбы в форелевых прудах и садках основными источниками загрязнения являются корм и продукты метаболизма — фекалии, жидкие и твердые выделения. Для оценки влияния на водоемы сделаны расчеты количества фосфора и азота (основные лимитирующие факторы), которое поступает в Тарасмозеро и Малую Лижемскую губу Онежского озера. Расчеты выполнены несколькими способами, которые дали близкие результаты (табл. 12).

Были использованы следующие методы расчета:

- 1) общий расход корма и содержание в нем фосфора (1%) и азота (8%);
- 2) выделение фосфора и азота на единицу рыбоводной продукции (8 кг Р/т форели и 70 кг N/т форели);
- 3). Расчет по стандартной европейской формуле (Persson, 1988)

$$WP = R (KK / C - C^1)$$

где: WP — количество фосфора (или азота), попадающих в водоем, кг; R — продукции рыбы, кг; KK — кормовой коэффициент; C — содержание фосфора или азота в корме (1% = 0,01); C¹ — содержание фосфора или азота в рыбе (1% = 0,01);

4) использование графической модели зависимости размера загрязнения фосфором и азотом от величины кормового коэффициента и содержания фосфора и азота в корме (Wallin, Hakonsoh, 1991).

С использованием материалов по содержанию фосфора и азота в природных водах, среднегодового водного стока р. Лижмы, величины проектного и фактического сброса биогенных элементов были рассчитаны природная, проектная и фактическая биогенная нагрузка на Тарасмозеро и на Малую Лижемскую губу Онежского озера (табл. 13). В связи с тем, что эти водоемы имеют исключительно высокую проточность, фосфорную и азотную нагрузку надо рассчитывать с учетом разбавления, так как нагрузка носит транзитный характер. Основная часть фосфора и азота выносится за пределы Тарасмозера и Малой Лижемской губы в Большую Лижемскую губу и далее в открытое озеро. Биогенные стоки Кедрозерского рыбозавода и садкового форелевого хозяйства в Малой Лижемской губе составляют по фосфору 0,19%; по азоту — 0,04% от общего поступления этих биогенов в Онежское озеро.

Видовой состав рыб исследованных водоемов

Семейство/вид	Кедр озеро	Тарас мозеро	Лижемская губа Онежского озера
Сем. <i>Salmonidae</i> – лососевые			
<i>Salmo salar</i> L. -атлантический лосось	+	+	+
<i>Salmo trutta</i> L. – кумжа	+	+	+
Сем. <i>Coregonidae</i> – сиговые			
<i>Coregonus albula</i> (L.) -европейская ряпушка	+	+	+
<i>C. lavaretus lavaretus</i> (L.) -(обыкн.) сиг	+	+	+
Сем. <i>Thymallidae</i> - хариусовые			
<i>Thymallus thymallus</i> (L.) –евр. (обык.) хариус	+	+	+
Сем. <i>Osmeridae</i> - корюшковые			
<i>Osmerus eperlanus</i> (L.) - корюшка	+	+	+
Сем. <i>Esocidae</i> - щуковые			
<i>Esox lucius</i> L. -обыкновенная щука	+	+	+
Сем. <i>Cyprinidae</i> - карповые			
<i>A. brama</i> (L.) - лещ	+	+	+
<i>Alburnus alburnus</i> (L.) - уклейка	+	+	+
<i>Blicca bjoerkna</i> (L.) - густера			
<i>Leuciscus idus</i> (L.) - язь	+	-	+
<i>L. leuciscus</i> (L.) - обыкновенный елец	-	-	+
<i>Phoxinus phoxinus</i> (L.) -обыкновенный голец	-	-	+
<i>Rutilus rutilus</i> (L.) - плотва	+	+	+
Сем. <i>Balitoridae</i> - балиторовые			
<i>Barbatula barbatula</i> (L.) -усатый голец	-	-	+
Сем. <i>Lotidae</i> - налимовые			
<i>Lota lota</i> (L.) - налим	+	+	+
Сем. <i>Gasterosteidae</i> - колюшковые			
<i>Gasterosteus aculeatus</i> L.-трехиглая колюшка	-	-	+
Сем. <i>Percidae</i> - окуневые			
<i>Gymnocephalus cernuus</i> (L.) - ерш	+	+	+
<i>Perca fluviatilis</i> L. -речной окунь	+	+	+
Сем. <i>Cottidae</i> - рогатковые			
<i>Cottus gobio</i> L. – обык. подкаменщик	-	-	+
Всего	15	13	19

Полученные величины сравнивали с допустимыми и опасными величинами нагрузок в зависимости от глубины водоема (Оуэн, 1977). Сопоставление природной, фактической и суммарной природной и фактической нагрузки (с учетом проточности водоемов) с допустимой показывает, что суммарная нагрузка по фосфору форелевой фермы в 1996-1997 гг. не достигала допустимых размеров и имела еще некоторая возможность увеличения выращивания молоди и производителей. но не более проектной мощности.

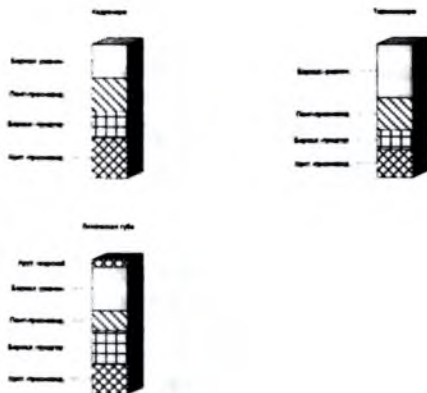


Рис.17.Соотношение рыб разных фаунистических комплексов в исследуемых озерах.

Таблица 12

Годовое поступление фосфора и азота в Тарасозеро (от 25 т молоди) и Малую Лижемскую губу (от 100 т товарной форели) в 1996-1997 гг., рассчитанное разными способами, т

Способ	от 25 т молоди	от 100 т тов.форели	от 125 т			
	Тарасозеро	Малая Лижемская губа	Всего на Лижемскую губу			
	P	N	P	N	P	N
1	0,250	2,000	1,000	8,000	1,250	10,000
2	0,200	1,750	0,800	7,000	1,000	8,750
3	0,197	1,300	0,790	5,200	0,988	6,500
4	0,150	1,250	0,600	5,000	0,750	6,250
Среднее	0,200	1,575	0,800	6,300	1,025	7,875

Таким образом, в экосистеме Тарасозеро и Малой Лижемской губы Онежского озера в результате деятельности рыбозавода и выращивания форели в садках происходят структурные перестройки альгофлоры, зоопланктона и бентоса и частично в рыбной части сообщества. Предложен метод расчета допустимых нагрузок по содержанию фосфора и азота, которые позволяют определить экологическую емкость водоема и определить тот предел, когда экосистема еще способна возвращаться в исходное состояние.

Для более точного представления о возможных сукцессиях в водоемах с садковыми хозяйствами целесообразна организация мониторинга по ряду базовых экосистемных параметров среды (Черняев, 1990; Бабий и др., 1995; Рыжков и др., 1998).

Таблица 13

Природная, проектная и фактическая биогенная нагрузка на Тарасмозеро и Малую Лижемскую губу Онежского озера с учетом естественного разбавления и без него.

Показатели	Тарасмозеро	М. Лижемская Губа		
	Без разб.	С разб.	Без разб.	С разб.
Природная нагрузка				
Фосфор, мг/м ² -год	2720	38,5	2520	63,2
Фосфор, мг/м ³ -год	740	10,4	4,5	10,1
Азот, мг/м ² -год	187500	2640	174500	4360
Азот, мг/м ³ -год	50600	710	27100	680
Проектная нагрузка				
Фосфор, мг/м ² -год	218	3,1	1590	39,9
Фосфор, мг/м ³ -год	58	0,8	257	6,5
Азот, мг/м ² -год	1360	19,2	9660	242,0
Азот, мг/м ³ -год	370	5,2	1540	38,6
Фактическая нагрузка				
Фосфор, мг/м ² -год	185	2,6	852	21,3
Фосфор, мг/м ³ -год	50	0,7	138	3,5
Азот, мг/м ² -год	1430	20,0	6535	163,5
Азот, мг/м ³ -год	390	5,0	1055	26,5

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. В водоемах крупного региона (Восточная Финляндия) проведен ихтиологический мониторинг — краткосрочный (3-5 лет), позволяющий оценить состав ихтиофауны, основные популяционные характеристики рыб и в общих чертах дать оценку характера пищевых взаимоотношений в ранее не изученных водоемах; и длительный — (более 30 лет), включающий себя долговременные наблюдения за качеством воды, изменениями кормовой базы и структурой рыбного населения.

2. Для озер Восточной Финляндии дана характеристика рыбного населения 17 исследованных водоёмов. Показано, что по направлению с севера на юг одновременно с ростом кормовой базы идет усложнение рыбной части сообщества как за счет увеличения числа видов, так и внутривидовых форм. В водоемах севера обитает 7-10 видов и основу составляют сиг, голец и кумжа; в средней части - 10-14 и преобладают сиг, ряпушка, окунь и плотва; и на юге 15-40 видов с основой — ряпушка (корюшка), сиг, судак, лещ и окунь. Меняется и число внутривидовых форм от 2-4 на севере до 7-10 — на юге. Соответственно по регионам изменяется и ихтиомасса: 6-15, 23-50 и 80-120 кг/га.

По мере продвижения на юг в составе рыбной части сообщества снижается доля представителей арктического пресноводного комплекса (с 72% до 30%) и

возрастает доля бореального равнинного (с 1,5% до 60%) и понто-каспийского (с 0 до 28%) комплексов.

3. Впервые выявлена адаптация сига к выживанию в водоёмах Севера: обнаружено раннее созревание сига, в возрасте 2+ при длине 11-13 см и массе 13-16 г.

4. Анализ промысла рыбы в Сямозере за период с 1932 по 1998 гг. показал, что главной причиной снижения промысловой продуктивности водоёма являлась нерациональная форма эксплуатации запасов, когда из водоёма изымались крупные нерестующие особи, что приводило к омоложению нерестового стада, снижению общей популяционной плодовитости и ухудшению качества потомства.

5. Исследованиями установлено, что повышенный приток биогенов вызывает процессы эвтрофирования и приводит к усиленному осадконакоплению, снижению растворенного кислорода и к изменениям в фито- и зоопланктоне при относительной стабильности зообентоса. Увеличение кормовой базы способствует более быстрому росту рыб, но в то же время ухудшаются условия воспроизводства сиговых и лососевых рыб, вследствие заиливания нерестилищ при длительной инкубации (5 месяцев) и выедания в летний период их молоди корюшкой. Это отразилось на структуре рыбного сообщества. Преимущество в водоеме получают короткоцикловые рыбы с весенним нерестом – корюшка (до 80% улова), окуневые и карповые.

6. На примере случайной интродукции корюшки Сямозера показано, что вселение нового вида, особенно хищника, всегда влечет за собой перестройку всех звеньев пищевой цепи, а следовательно, и перестройку всего сообщества. Поэтому интродукция нового вида должна быть тщательно обоснована в виду значительного экологического и экономического риска.

7. Выявлены общие тенденции изменения структуры трофических связей экосистемы Сямозера: в 1940-60-е годы в водоеме было два равновеликих потока энергии: 1) зоопланктон — планктофаги — хищные рыбы и 2) бентос — бентофаги — хищные рыбы. Начиная с 1970-х годов планктонный путь стал явно преобладать над бентосным и произошла замена ценного планктофага - ряпушки на корюшку.

8. На основе виртуального популяционного анализа установлено, что в ходе многолетней сукцессии в Сямозере естественная смертность ряпушки за период 1954-1962 гг. составляла 0,44 в год, а за период 1968-1990 гг. - 0,52 в год, что указывает на изменение условий ее существования. Эти же показатели у сига составили соответственно — 0,22 и 0,20, то есть смертность не менялась на протяжении десятилетий. Показано, что наибольшие уловы сига, ряпушки и леща. обеспечивает величина промысловой смертности 0,3 в год. В Сямозере наблюдается недолов судака и корюшки, а для остальных рыб промысловая нагрузка близка к перелову.

9. Изучение процесса мощного, сравнительного быстрого «культурного эвтрофирования» озерно-речной системы р.Лижма в результате строительства форелевой фермы. выявило структурные перестройки альгофлоры.

зоопланктона и бентоса. Среди рыбного населения отмечены изменения только в численности мигрирующего лосося в озерно-речной системе р.Лижмы. Разработана методика оценки воздействия форелевого комплекса на озерно-речные экосистемы, которая позволила определить предельные объемы выращивания товарной форели в водоемах Фенноскандии, без ущерба для экосистем.

10. Мониторинг рыбного населения водоемов Восточной Фенноскандии показал, что экосистемы Северной Лапландии и Средней Карелии находятся в стабильном состоянии (влияние промысла незначительно и загрязнение озер невелико). На озерах Южной Карелии и Финляндии сильное влияние оказывают антропогенные факторы (промысел, эвтрофирование, вселение новых видов и др.). Многие подмеченные закономерности в рыбном населении озер разного типа имеют достаточно общий характер и могут быть использованы при разработке методов экологического прогнозирования на других водоемах.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

Коллективные монографии:

1. Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др., Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.

Статьи:

1. Стерлигова О.П. О кильце *Coregonus albula kilets Michailowsky* Онежского озера // Лососёвые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1972. С. 68-72.
2. Стерлигова О.П., Егорова Л.В. О биологии зимненерестующей ряпушки Риндозера (бас. р. Суны) // Лососёвые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1976. С. 70-76.
3. Титова В.Ф., Стерлигова О.П. Ихтиофауна // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск, 1977. С. 125-185.
4. Стерлигова О.П. Корюшка (*Osmerus eperlanus*) и её роль в ихтиоценозе Сямозера // Вопросы ихтиологии. Т.19, N 5, 1979. С. 793-800.
5. Титова В.Ф., Стерлигова О.П.. О влиянии природных и антропогенных факторов на рыб фаунистических комплексов (на примере Сямозера). Мат. семинара по проблеме // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск. 1981. С. 33-36.
6. Popova O., Reshetnikov Ju., Sterligova O. Changes of the food relations among fish during lake eutrophication and introduction of a new species. Fourth European ichthyologists Congress. Hamburg. 1982. P. 238.
7. Стерлигова О.П., Бушман Л.Г., Первозванская Н.П. Экология молоди сиговых в мезотрофном водоёме // Лососёвые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1983. С. 93-117.

8. Титова В.Ф., Стерлигова О.П. Влияние эвтрофирования Сямозера на биологические показатели сига *Coregonus lavaretus pallasi n.exilis Pravdin* и ряпушки *C.albula* (L.) // Лососёвые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск, 1983. С. 74-93.
9. Стерлигова О.П., Павловский С.А. Устройство для наблюдения за развитием икры озёрных рыб // Рыбное хоз-во, N 9, 1983. С. 39.
10. Стерлигова О.П., Павловский С.А. Экспериментальное изучение выедания икры сига *Coregonus lavaretus* L. ершом и беспозвоночными // Вопросы ихтиологии, вып.6, т. 24. 1984. С. 1036-1039.
11. Смирнов Ю.А., Герцев В.Н., Стерлигова О.П. Математическое моделирование ихтиоценозов озёрных водоёмов // Препринт докл. на заседании Уч.совета. Петрозаводск, 1985. 18 с.
12. Титова В.Ф., Стерлигова О.П. Изменения в структуре рыбной части сообщества под влиянием промысла // Динамика численности промысловых рыб. М., Наука, 1986. С. 154-159.
13. Стерлигова О.П., Павловский С.А. О роли ерша *Acerina cernia* (L.) и донных беспозвоночных как потребителей икры сига Сямозера // Вопросы ихтиологии. Вып. 5, т. 26, 1986. С. 765-770.
14. Лизенко Е.И., Стерлигова О.П. Динамика липидного состава корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) в процессе сперматогенеза // Вопросы лососёвого хозяйства на Европ. Севере. Петрозаводск, 1987. С. 103-108.
15. Стерлигова О.П., Сонин В.П., Едомская Л.В. Опыт интродукции крупной ряпушки в Сямозеро // Труды ГосНИОРХа. Т. 263. Л., 1987. С. 116-120.
16. Стерлигова О.П., Титова В.Ф., Павловский С.А., Бушман Л.Г. Состояние сиговых рыб Сямозера // Биология сиговых рыб. М., Наука, 1988. С. 205-216.
17. Sterligova O.P., Pavlovsky S.A., Komulaynen S.F. Reproduction of coregonids in the eutrophical Lake Sjamozero, Karelian ASSR. Finnish Fish. Res., N 9. 1988. P. 485-488.
18. Стерлигова О.П., Бушман Л.Г., Павловский С.А., Комулайнен С.Ф. Изменение экосистемы Сямозера под влиянием антропогенных факторов // Антропогенные изменения экосистем малых озёр. СПб.: Гидрометеоиздат, 1991. С. 337-340.
19. Стерлигова О.П., Подболотова Т.И., Каукоранта М. Сиговые рыбы озера Инари // Современные проблемы сиговых рыб. Владивосток, 1991. С. 61-66.
20. Стерлигова О.П., Кето Ю., Каукоранта М. Биология корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) оз. Весиярви (Финляндия) // Вопросы ихтиологии. Т. 32, в. 3, 1992. С. 166-168.
21. Ильмаст Н.В., Стерлигова О.П. Особенности биологии сига Сямозера в связи с эвтрофированием водоёма // Биологические исследования растительных и животных систем. Петрозаводск, 1992. С. 79-82.

22. Стерлигова О.П., Комулайнен С.Ф., Круглова А.Н., Морозов А.К., Первозванский В.Я. Характеристика озера Тарасмозера в его естественном состоянии // Проблемы лососёвых на Европейском Севере. Петрозаводск, 1993. С. 133-154.
23. Павлов В.Н., Криксунов Е.А., Стерлигова О.П. Динамика численности популяций ряпушки и корюшки оз. Сямозера // Сб. науч. тр. Гос. НИИ оз. и речн. рыбного хоз-ва. 1993. N 310. С. 77-82.
24. Стерлигова О.П., Соколова Е.Л., Едомская Л.В. Современное состояние леща Сямозера. Там же. 1993. С. 83-89.
25. Стерлигова О.П., Каукоранта М., Бушман Л.Г. Биология ряпушки и корюшки оз. Оулуярви (Финляндия) // Вопросы ихтиологии. Т. 35, вып. 6, 1995. С. 827-830.
26. Ryabinkin A.V., Freindling A.V., Lozovic P.A., Sterligova O.P., Pervozvansky V.Y., Kalugin A.I., Chupukov A.L. and Ilmast N.V. The structure and biodiversity of water ecosystem in lake Tolvajarvi (Russia). Karelian biosphere reserve studies. UNESCO MAB. North Karelian. 1995. P. 235-243.
27. Sterligova O.P., Ilmast N.V., Niemela E., Kaukoranta M. Feature of white fish biology of lake Mantojarvi (Northern Finland). VI International Symposium on Biology and Management of Coregonid Fishes. Abstracts. Konstanz, Germany. 1996. P. 103.
28. Стерлигова О.П., Комулайнен С.Ф., Кучко Я.А., Павловский С.А., Ильмаст Н.В., Морозов А.К. Биомониторинг озёрно-речной системы р. Лижма (южная Карелия) // Мониторинг Биоразнообразия. М., ИПЭЭ РАН 1997. С.307-313.
29. Sterligova O., Komulaynen S., Pavlovsky S., Kuchko J., Ilmast N. Effect of the trout farm on the lake-river ecosystem // Pol. Arch. Hydrobiol., 53, 1-2. 1997. P. 103-113.
30. Ильмаст Н.В., Стерлигова О.П. Биология сига оз. Пулманкиярви (Северная Финляндия) // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск. 1998. С.171-179.
31. Первозванский В.Я., Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В. Современное состояние ихтиофауны некоторых водоёмов бассейна Ладожского озера. // Там же. 1998. С. 157-164.
32. Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Китаев С.П., Первозванский В.Я. Биология рыб озера Тулос. Там же. 1998. С. 179-182.
33. Высоцкая Р.У., Стерлигова О.П., Сидоров В.С. Лизосомальные и некоторые другие ферменты в тканях леща *Abramis brama* в период зимовки // Вопросы ихтиологии. 1998. Т. 38, № 2. С. 267-272.
34. Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Хренников В.В., Каукоранта М., Ниемея. Биология сига оз. Мантоярви // Вопросы ихтиологии. 1999, т.39, N 1. С. 120-124.